ISSN 0753-4973

ALYTES

Mars - Juin 1986

Volume 5, fascicules 1 & 2



SOCIÉTÉ BATRACHOLOGIQUE DE FRANCE

(Société pour l'Etude et la Protection des Amphibiens)

SIÈGE SOCIAL

Laboratoire des Reptiles & Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France.

CONSEIL D'ADMINISTRATION POUR 1986

Président : Jean-Jacques MORÈRE.
Vice-Président : Jean-Louis AMIET.
Secrétaire général (renseignements et demandes d'adhésion) : Alain DUBOIS.
Trésorière : Dominique PAYEN.
Membres : Alain COLLENOT, Michel DELAUGERRE, Edouard LEMÉE et Luck MARTIN-BOUYER.

ADHÉSION

La S.B.F. est ouverte à toute personne française ou étrangère intéressée par l'étude et la protection des Amphibiens ; écrire au Secrétaire général. La cotisation inclut le service du Bulletin d'information *Circalytes.*

TARIFS 1986

	LIEU DE RÉSIDENCE		
	France	Europe	Hors-Europe
Membres de la S.B.F. :			
Cotisation seule	100 F	100 F	100 F
Cotisation + abonnement à *Alytes*	160 F	160 F	26 $ US
Abonnement à *Alytes* pour les non-membres :			
Individus	90 F	110 F	20 $ US
Intitutions étrangères	—	220 F	36 $ US
Supplément pour expédition d'*Alytes* par avion (membres et non-membres)	—	—	8 $ US

Achats au numéro et rachats d'anciennes séries d' *Alytes :*
écrire au Secrétaire général pour information.

MODALITÉS DE RÈGLEMENT

FRANCE. — Par chèque postal ou bancaire à l'ordre de "Société Batrachologique de France", adressé à notre Trésorière, ou par virement postal sur notre C.C.P. : "Société Batrachologique de France", C.C.P. 7976 90 K, Paris.

EUROPE. — Exclusivement par virement postal ou mandat postal, libellé en Francs Français et adressé à notre Compte Chèque Postal : "Société Batrachologique de France", C.C.P.7976 90 K, Paris.

OUTSIDE EUROPE. — Payments should be made in US Dollars by checks (payable to "Société Batrachologique de France") sent to our Treasurer (address above), or by credit cards (contact the General Secretary for instructions).

ALYTES

Bulletin trimestriel — Volume 5

Mai-Juin 1986 — Fascicules 1 & 2

Alytes, 1986, **5** (1-2) : 1-6.

The systematic position of the genus *Afrixalus* Laurent (Hyperoliidae)

Raymond F. LAURENT [1]

Fundación Lillo, Miguel Lillo 251, 4000 Tucumán, Argentina

In the phylogenetic analysis of the Hyperoliidae, DREWES (1984) considers *Afrixalus* as the sister group of *Hyperolius*. He stresses 7 synapomorphies, 5 of which are regressive, even paedomorphic, characters, which are notoriously unreliable as a clue to kinship. On the other hand, *Afrixalus* has in common with *Kassina* 11 synapomorphies, none of which can be linked with any other except the shape of fronto-parietals obviously caused by the front narrowing of the brain case. Therefore, DREWES' hypothesis is falsified. A cladogram is given, in which *Afrixalus* appears as the sister group of DREWES kassinoid genera.

When *Afrixalus* was still confused with *Megalixalus* (now *Tachycnemis*), it was only natural to regard it as the nearest relative of *Hyperolius*. Both genera include only small frogs of 2 to 4 cm, with similar vocal pouches. NOBLE (1931) had no reason to doubt that *Hyperolius* was anything else than a *Megalixalus* with horizontal pupil.

Later, osteological researches showed that *Afrixalus* is closely related to *Kassina* (LAURENT, 1944) so that finally I included it with *Hylambates*, *Phlyctimantis* and *Kassina* in a tribe Kassinini [2] (LAURENT, 1972, 1982). Therefore, it was surprising to see that DREWES (1984) on the basis of very misleading synapomorphies practically reverted to NOBLE's views still shared by LIEM (1970).

1. Director del PRHERP (CONICET).

2. The tribe *Kassinini* is recognized as the subfamily *Kassininae* Laurent, by DUBOIS (1981, 1983) and FROST (1985). Furthermore, DUBOIS (1984) discovered that the name Arthroleptidae Mivart, 1869 should take precedence over the name Hyperoliidae Laurent, 1943, if the two groups are merged.



DREWES' synapomorphies include the reduction and ventral division of the sphenethmoid, the reduction of the quadrato-jugal, the non-imbricate neural arches, and the loss of the prevomerine odontophore. These are all regressive character states.

The appearance of new structures especially if there are several of them and generally correlated or if they are complex is good evidence of phylogenetic relationships : such an event probably happened only once, and polyphyly is unlikely (MAYR, 1969 : 220-221). On the contrary, atrophy and loss of features, are unreliable as a clue to kinship (MAYR, 1969 : 222). The teeth disappeared in many Anurans ; some of them are indeed related, forming the family Bufonidae but many others are not : *Pipa, Rhinophrynus, Scutiger, Notaden, Uperoleia, Pseudophryne, Batrachophrynus, Lynchophrys, Sminthillus,* most *Dendrobates, Brachycephalus, Rhinoderma,* most Microhylidae, *Cardioglossa,* some *Schoutedenella, Hemisus.* Similarly digits and limbs atrophy polyphyletically in lizards.

In the case in point, however, the correlation between five character states could be stressed as significant synapomorphies, if they were not apparently the result of a single cause, which is paedomorphosis. DREWES claims that "the fact that a character state may be paedomorphic does not invalidate it as a useful taxonomic character". Such a claim, although correct in principle, cannot be extended uncritically to a complex of several paedomorphic features, which may result from a single hormonal deficit ; they amount to one character state and not several.

In the particular case of the sphenethmoid reduction, some other errors must be stressed. DREWES' state 0 is represented by his fig. 1B ; state 1 by his fig. 2A (not 1B). The direction of change he visualized cannot possibly be right, since the primitive frogs in most families are relatively large animals, non-neotenic, and strongly ossified [3]. *Leptopelis*' condition must be the first (state 3) and from there, by a progressive paedomorphosis, 2, 1 and 0. In the related groups there is a rather strong ossification (Astylosterninae), at least in the primitive genera (*Arthroleptis* versus *Schoutedenella* in Arthroleptines, *Conraua* and *Euphlyctis* versus *Phrynobatrachus* in Ranids).

DREWES' arguments using the gular glands on the vocal pouch, vocal sac musculature, and position of vocal sac openings are all questionable.

The structure of the vocal pouch and gular glands of *Phlyctimantis* can be more easily derived from the *Afrixalus-Hyperolius* condition than from *Opisthothylax* conformation. The vocal sac musculature of *Afrixalus* which DREWES considers as derived from that of *Hyperolius* can as well be directly descended from the *Leptopelis-Tachycnemis* condition. Finally, the vocal sac openings are anterior in *Afrixalus, Kassina* and *Hyperolius* as well as in most other Hyperoliinae [4] which is consistant with both hypotheses.

In summary, I suggest that the alleged synapomorphies between *Afrixalus* and *Hyperolius* are mostly spurious and due mainly to a common paedomorphic trend.

3. A trend from big frogs towards dwarfed less ossified forms has been generally admitted, doubtless because an opposite evolutionary polarity would have implied a polyphyletic appearance of quite a number of structures. Direction of change in most characters as postulated by DREWES is almost always in agreement with this view. There is also sometimes an opposite trend toward overossification and formation of osteoderms (*Ceratophrys, Ceratobatrachus, Hemiphractus,* etc.), but it is much less frequent (RUIBAL & SHOEMAKER, 1984).

4. Unfortunately fig. 1 and fig. 2 have been inverted in DREWES' table (Appendix B).

On the contrary, the osteological characters common to *Kassina* and *Afrixalus* seem true synapomorphies. There is no evidence that they are correlated physiologically with any endocrinal condition, ecological adaptation or functional coordination which could make them amount to a lesser number of characters. Therefore, they are more significant than the paedomorphic features that *Afrixalus* and *Hyperolius* have in common. DREWES himself mentions the relative length of the vertebral column, but this very feature suggests a close relationship between *Afrixalus* and *Kassina*. The character states are as follows : 0 = normal column, 1 = moderately lengthened column, 2 = greatly lengthened column.

Their repartition among the species of the three genera is :

	0	1	2
Hyperolius	75 %	25 %	0 %
Afrixalus	0 %	84 %	14 %
Kassina	0 %	65 %	35 %

Other osteological characters are similar in *Afrixalus* and *Kassina* : the diapophyses are very short, the praehallux is larger than in *Hyperolius*, the neurocranium is strongly narrowed at the sphenoid level (with fronto-parietals concomitantly narrowed anteriorly) where it forms a smooth curve with the planum antorbitale, the nasals are large and close to each other, sometimes in contact with fronto-parietals, the palatines are not widened medially.

LAURENT & COMBAZ (1950) stressed the importance of other characters common to *Afrixalus* and *Kassina* but different in *Hyperolius* : there is a forward shift of the scapulo-squamosal region. The suprascapula levels with the first diapophysis (between the 1st and 2nd in *Hyperolius*) and the columella is strongly tilted forwards (only slightly so in *Hyperolius*). Furthermore the posterior branch of cleithrum is definitely bent backwards in the Kassinini, which is not the case in the Hyperoliini. Even a species still rather *Hyperolius*-like in several respects as *Afrixalus laevis*, shows those characters. It can be added that the borders of fronto-parietals, always convergent in *Afrixalus* and *Kassina*, are also straight, whereas in *Hyperolius* they are sometimes also convergent, but they are bulging rather than straight.

It seems difficult to dismiss such features as independently acquired by parallel or convergent evolution whereas the similarities between *Hyperolius* and *Afrixalus* belong to that sort of misleading character states.

Fig. 1 shows that *Afrixalus* has seven character states in common with the kassinoid genera forming with them the tribe Kassinini, three with *Hylambates* (perhaps rightly not recognized by DREWES and other authors), *Tornierella*, *Kassina* and *Kassinula*, five with *Tornierella*, *Kassina* and *Kassinula*, two with *Kassina* and *Kassinula*, eight with *Kassinula*. The osteological similarities between *Kassinula* and *Afrixalus* are obvious, when DREWES' beautiful frontispiece of *Kassinula* is compared with LAURENT's figures (1944 : pl. XI, fig. 2-4).

Such a phylogenetic position for *Afrixalus* implies evolutionary reversal for the vocal pouch, the discs, the webs and the arboreal habits. Therefore it may be questioned. Such objections would be avoided if *Afrixalus* were placed at the base of the Kassinini, just before the *Phlyctimantis* branching, but then not less than 11 character states would have been acquired independently, which seems not very satisfactory either. Still, the 31 differences

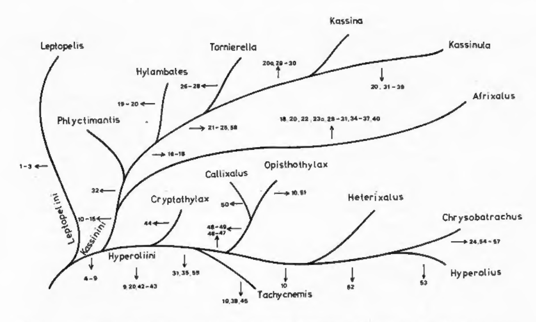


Fig. 1. — Cladogram of the Hyperoliinae. See text for characters. The genera *Acanthixalus* Laurent and *Notokassina* Drewes have been omited, the first one because its phylogenetic position is unclear, the second one because its description was published after this figure was completed. It should stand probably as the sister group of *Kassinula* which has a similar color pattern. Admitting a slight evolutionary reversal for the vocal pouch, one can imagine that the *Afrixalus* branching took place just after *Phlyctimantis* or *Hylambates*, i.e. before the strong reduction of discs and webs.

with *Hyperolius*, can hardly be reconciled with a close relationship with *Afrixalus* since the differences between *Afrixalus* and *Kassinula* are only 7 and between *Afrixalus* and *Kassina* 13 (counting separately character states correlated with an ecological shift).

A reasonable conclusion is that *Afrixalus* is closely related to DREWES' kassinoid group with which it has six synapomorphies. The striking similarities with *Kassinula* may be due partly to their basic relationships and partly to a parallel paedomorphic evolution from a common osteological condition.

The hypothetic hyperoliine ancestor was presumably similar to *Leptopelis*, differing only by a notched omosternum, the presence of an adductor longus, and an anterior horn of the hyoid, perhaps also by smaller eggs. *Acanthixalus* is not placed in this dendrogram because its phylogenetic position is unclear. DREWES places it among the Hyperoliini, but its tadpole with 3/4-3 labial teeth differs from all, except *Leptopelis*.

The character states mentioned in the cladogram are as follows : (1) omosternum entire ; (2) adductor longus absent ; (3) anterior horn of hyoid absent ; (4) gular gland present ; (5) omosternum forked ; (6) one single slip of the musculus extensor communis longus present ; (7) nasals larger ; (8) sphenethmoidal ossification reduced ; (9) upper labial teeth of the tadpole at most one row ; (10) vocal pouch present ; (11) suprascapula displaced forwards, above the 1st diapophysis ; (12) neurocranium and fronto-parietals narrowed in front ; (13) nasals

still larger, often touching each other ; (14) vertebrae lengthened and diapophysis shortened ; (15) praehallux larger ; (16) skin smooth ; (17) digital discs and webbing reduced ; (18) contrasted coloration with longitudinal tendency ; (19) limbs shortened ; (20) sphenethmoid divided ; (20. a) sphenethmoid often divided ; (21) further reduction of discs and webs ; (22) internal slip of the musculus geniohyoideus inserted on the basis of thyrohyal ; (23) generally, only 2 lower labial teeth rows in tadpole ; (23. a) 0/1 labial teeth in tadpole ; (24) hypertrophy of the musculus interhyoideus and the vocal pouch ; (25) terrestrial trend ; (26) quadratojugal enlarged ; (27) prevomerian dentigerous process absent ; (28) malacophagous diet ; (29) planum antorbitale forming a smooth curve with the sphenoid region ; (30) posterior branch of cleithrum bent backwards ; (31) neural arches non imbricate ; (32) subarticular sesamoid bones below fingers and toes ; (33) loss of subarticular sesamoid bones ; (34) intercalary cartilages superficially mineralized ; (35) loss of vomerine teeth ; (36) small size ; (37) fronto-parietal often separated by a fontanelle ; (38) intercalary cartilages not mineralized ; (39) processus latero-posterior of the hyoid present ; (40) adhesive digital discs and webs present in correlation with arboreal habits ; (41) reduction of vocal sac and musculus interhyoideus ; (42) palatine widened medially ; (43) trend toward sexual dichromatism with female more brightly colored than males ; (44) gular gland very large, covering the entire gular region ; (45) external borders of fronto-parietals divergent anteriorly, separated by a fontanelle ; (46) borders of fronto-parietals parallel or slightly convergent ; (47) sphenethmoid not visible dorsally ; (48) gular gland posterior ; (49) skin granular ; (50) vertebrae procoelous ; (51) pupil rhomboidal ; (52) pupil horizontal ; (53) color pattern generally bright in adult ♀ ; ♂ often dichromatic, some similar to ♀ and others to juveniles ; (54) color with a metallic glint, not dimorphic ; (55) lumbar amplexus ; (56) aponeurosis palmaris absent ; (57) gular gland reduced ; (58) hind limbs shortened ; (59) quadratojugal does not reach maxillary.

A last and important character which suggests a close relationship between *Afrixalus* and *Kassina* is the caryotype. BOGART & TANDY (1981) report that the size difference between chromosomes 1 and 2 is much greater in *Afrixalus* and *Kassina* than in *Hyperolius*.

ACKNOWLEDGEMENTS

Several persons are here to be thanked for their help : Marissa FABREZI for a few alizarine transparencies aimed at checking some characters, Elsa FERNANDEZ for the drawing of the dendrogam, and Christian HALLOY for writing this text with a word processor.

RÉSUMÉ

Dans son analyse phylogénétique des Hyperoliidae, DREWES (1984) considère *Afrixalus* comme le groupe frère de *Hyperolius*, revenant en quelque sorte à l'ancienne conception de NOBLE (1931) qui était à l'époque parfaitement défendable. Il souligne l'existence commune à ces deux genres de 7 synapomorphies. Cependant, 5 d'entre elles sont des caractères régressifs alors que ceux-ci sont notoirement peu fiables (MAYR, 1969), surtout lorsqu'ils sont dus à la paedomorphose comme c'est le cas ici. En revanche, *Afrixalus* a en commun avec *Kassina* 11 synapomorphies, une seule d'entre elles étant en corrélation avec une autre, la forme des fronto-pariétaux évidemment liée à celle du neuro-crâne. Dès lors, l'hypothèse de DREWES paraît nettement démentie par les faits.

Figure enfin un nouveau cladogramme des Hyperoliinae sensu LAURENT, dans lequel *Afrixalus* est le groupe frère de tous les genres kassinoïdes de DREWES.

LITERATURE CITED

BOGART, J. P. & TANDY, M., 1981. — Chromosomes lineages in African Ranoid frogs. *Monit. zool. ital.*, (n. s.), **15**, suppl. : 55-91.

DREWES, R.C., 1984. — A phylogenetic analysis of the Hyperoliidae (Anura) : treefrogs of Africa, Madagascar and the Seychelles Islands. *Occ. Pap. Calif. Acad. Sci.*, **139** : i-x + 1-70.

DUBOIS, A., 1981. — Liste des genres et sous-genres nominaux de Ranoidea (Amphibiens, Anoures) du monde, avec identification de leurs espèces-types : conséquences nomenclaturales. *Monit. zool. ital.*, (n.s.), **15**, suppl. : 225-284.

----- 1983. — Classification et nomenclature supragénérique des Amphibiens Anoures. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, **52** : 270-276.

----- 1984. — Miscellanea nomenclatorica batrachologica (V). *Alytes*, **3** : 111-116.

FROST, D. R. (ed.), 1985. — *Amphibian species of the world.* Lawrence, Allen Press & Assoc. Syst. Coll. : (i-iv) + i-v + 1-732.

LAURENT, R. F., 1944. — Contribution à l'Ostéologie et à la Systématique des Rhacophorides africains. Deuxième note. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **38** : 110-138.

----- 1972. — Review. The morphology, systematics, and evolution of the Old World tree-frogs (Rhacophoridae and Hyperoliidae), by S. S. Liem (1970). *Copeia*, **1972** : 198-201.

----- 1982. — Le genre *Afrixalus* Laurent (Hyperoliidae) en Afrique centrale. *Ann. Mus. roy. Afr. centr.*, in 8°, Sc. zool., **235** : 1-58.

LAURENT, R. F. & COMBAZ, J., 1950. — Sur l'attribution générique de certains Batraciens appartenant à la sous-famille des Hyperoliinae. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **43** : 269-280.

LIEM, S. S., 1970. — The morphology, systematics, and evolution of the Old World treefrogs (Rhacophoridae and Hyperoliidae). *Feldiana : Zool.*, **57** : i-vii + 1-145.

MAYR, E., 1969. — *Principles of systematic zoology.* New York, McGraw-Hill : i-xiii + 1-428.

NOBLE, G. K., 1931. — *The biology of the Amphibia.* New York & London, McGraw-Hill : i-xiii + 1-577.

RUIBAL, R. & SHOEMAKER, V., 1984. — Osteoderms in Anurans. *J. Herpet.*, **18** : 313-328.

Miscellanea taxinomica batrachologica (I)

Alain DUBOIS

Laboratoire des Reptiles et Amphibiens,
Muséum national d'Histoire naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France

This paper provides new taxinomic information on various groups of Amphibia : proposals of changes in the classification and nomenclature, at various levels, preliminary diagnoses of new taxa (tribes, genera, subgenera, species, subspecies), new synonymies, information on some type specimens, new data on the geographic distribution. The groups considered in this paper are the following ones : the genus *Pleurodeles* of the family Salamandridae ; the family Discoglossidae, and particularly the genus *Alytes* ; the family Pelobatidae, and particularly the genera *Leptolalax* (with diagnosis of a new species) and *Scutiger* (with diagnosis of a new subgenus) ; the tribe Eleutherodactylini of the family Leptodactylidae (with diagnosis of a new genus) ; the subfamily Tornieriobatinae of the family Bufonidae (with diagnoses of three new tribes and of three new genera) ; the genus *Gastrotheca* of the family Hylidae (with diagnoses of three new subgenera) ; and particularly the superfamily Ranoidea, with a new familial and subfamilial classification, a discussion of the classification of the tribe Kassinini, of the family Ranidae, of the subfamily Raninae (with diagnoses of six new tribes, a new genus, twelve new subgenera and two new species), and of the subfamily Rhacophorinae (with diagnoses of five new subgenera, a new species and four new subspecies).

ABRÉVIATIONS UTILISÉES

Noms des Muséums :

AMNH : American Museum of Natural History, New York.
BMNH : British Museum (Natural History), London.
CAS : California Academy of Sciences, San Francisco.
FMNH : Field Museum of Natural History, Chicago.
LZUH : Laboratoire de Zoologie, Université de Hanoï.
MCZ : Museum of Comparative Zoology, Harvard.
MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
MSNG : Museo Civico di Storia Naturale, Genova.
MVZ : Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley.
NHMB : Naturhistorisches Museum, Basel.
NMW : Naturhistorisches Museum, Wien.
RMNH : Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden.
SMF : Senckenberg Museum, Frankfurt-am-Main.
USNM : National Museum of Natural History, Washington.
ZIN : Zoological Institute, Academy of Sciences, Leningrad.
ZMB : Zoologisches Museum, Berlin.

Mensurations :

Les mensurations brutes (SVL) sont données en millimètres (mm), les rapports (HW/SVL, HW/TL, etc.) en pour mille (p.m.).

La moyenne (m) est toujours donnée suivie de l'écart-type.

EN : distance œil-narine.
HL : longueur de la tête.
HW : largeur de la tête.

IMT : longueur du tubercule métatarsien interne.
IPTL : longueur du tubercule palmaire interne.
MPTW : largeur du tubercule palmaire médian.
SVL : longueur museau-anus.
TFTF : distance entre le point où la palmure est le plus incurvée entre les orteils III et IV, et l'extrémité de l'orteil IV.
TL : longueur du tibia.

INTRODUCTION

L'objet du présent article est de fournir des informations variées sur divers Amphibiens appartenant à plusieurs groupes : propositions de modifications portant sur la classification (notamment au niveau générique) ou sur la nomenclature, diagnoses préliminaires de nouvelles formes (qui seront décrites ultérieurement de manière plus détaillée), nouvelles synonymies, informations sur certains spécimens types, nouvelles données sur la répartition.

En effet la classification et la nomenclature des Amphibiens sont encore loin d'être stabilisées : d'une part, chaque année de nouvelles formes sont découvertes dans la nature ; d'autre part les travaux de révision, à l'échelle spécifique, générique ou supragénérique, amènent régulièrement à des redéfinitions des espèces, genres et taxons supérieurs de ces animaux. Une cause particulière d'instabilité de la classification est l'existence à l'heure actuelle de plusieurs théories distinctes de la classification zoologique, dont les trois principales sont les conceptions phénétique, cladiste et synthétiste (ou évolutionniste) de celle-ci (voir MAYR, 1969, 1974, 1981 ; DUBOIS, 1982 a, 1985 b). Ces divergences d'opinions se traduisent par des classifications différentes des Amphibiens, notamment aux niveaux générique et familial (l'accord est plus grand aux niveaux spécifique et suprafamilial). En ce qui concerne le concept de genre, nous avons présenté une analyse détaillée et fait des propositions précises (DUBOIS, 1981 c, 1982 a, 1983 a, 1985 b), qui s'opposent radicalement à la conception cladiste : pour les cladistes les genres doivent être des groupes strictement holophylétiques, alors que pour notre part nous estimons qu'ils doivent être homophylétiques mais pas nécessairement holophylétiques (voir DUBOIS, 1986 b) ; les critères de jugement dans ce domaine ne sont pas des critères phylogénétiques, mais des critères génétiques, morphologiques et écologiques (voir DUBOIS, 1981 c, 1982 a, 1983 a, 1985 b).

Ceci nous amène à attribuer une importance particulière, dans la délimitation des genres d'Amphibiens, aux caractères tirés de l'étude du mode de vie ("life history"), et notamment du mode de reproduction et de développement. Dans le passé, plusieurs auteurs déjà ont insisté sur l'importance de ces caractères pour la définition des genres d'Amphibiens (p. ex. NOBLE, 1927 ; INGER, 1958 ; MARTIN & WATSON, 1971), mais, comme le souligne DUELLMAN (1985), ces caractères restent encore peu employés pour la reconstruction phylogénétique et l'établissement de la classification. Dans le cadre de la conception du genre que nous avons défendue, une primauté doit être donnée, dans la classification, aux discontinuités qui expriment une coupure, une rupture réelle au niveau génétique, c'est-à-dire qui résultent vraisemblablement de modifications des systèmes de régulation génétique. Ce sont manifestement de telles modifications qui sont en cause notamment dans l'apparition de modes de reproduction et de développement particuliers chez les Anoures, tels que le développement direct au sein de l'œuf (sans passer par un stade têtard libre), l'ovoviviparité ou la viviparité. Ces modifications, même si elles impliquent probablement, comme le suggèrent WASSERSUG & DUELLMAN (1984), des phénomènes d'aneuchronie (voir DUBOIS, 1986 c), constituent de véritables sauts évolutifs et doivent être traduites dans la classifi-

cation. L'adoption de la conception du genre que nous avons préconisée entraîne la nécessité de démanteler les genres d'Amphibiens hétérogènes à cet égard, c'est-à-dire au sein desquels sont représentés plusieurs modes de reproduction et de développement complètement distincts, comme nous l'avions déjà souligné il y a plusieurs années (DUBOIS, 1982 a : 49-50). Les modifications des systèmes de régulation génétique (intervenant au cours du développement embryonnaire et larvaire) qui séparent par exemple une espèce à mode de reproduction aquatique, avec stade têtard libre, comme *"Nectophrynoides" osgoodi,* et une espèce vivipare comme *"Nectophrynoides" occidentalis,* sont telles que l'hybridation entre elles est certainement impossible. Nous discutons ci-dessous plusieurs cas de ce type et proposons de nouvelles subdivisions génériques ; d'autres cas subsistent chez les Amphibiens, qui ne sont pas mentionnés ici.

A l'inverse, l'application du critère d'hybridabilité que nous avons décrit ailleurs en détail (DUBOIS, 1982 a, 1983 a, 1985 b) nous amène à réunir dans un même genre des espèces traditionnellement placées dans des genres distincts. Nous avons déjà évoqué ailleurs (DUBOIS, 1984 b) le cas des espèces du "genre" *Pseudacris,* que nous proposons de rétrograder au rang de sous-genre de *Hyla.* D'autres cas sont discutés ci-dessous.

Les propositions que nous avançons ici vont fondamentalement à l'encontre de la tendance (pour ne pas dire la "mode") actuelle à fonder la classification sur des critères purement cladistiques. Plusieurs collègues contemporains qui adoptent la conception cladiste du genre se préoccupent uniquement de la configuration de l'arbre phylogénétique pour définir les genres, sans tenir compte de la divergence génétique, écologique et morphologique survenue entre les espèces de cet arbre : ils sont alors amenés à réunir dans un même genre des espèces aux écologies et aux modes de reproduction fort différents, mais en revanche à reconnaître un nouveau genre à chaque fois qu'un groupe peut être démontré (ou supposé !) paraphylétique. Nous avons expliqué ailleurs (DUBOIS, 1982 a, 1985 b, 1986 b) pourquoi le rejet automatique des groupes paraphylétiques nous paraît une erreur méthodologique fondamentale (voir aussi MAYR, 1974). Cela ne signifie nullement, contrairement à ce qu'estime FROST (1985 : 452), que nous ayions une conception "gradiste" de la classification, parce qu'une telle conception ne prendrait en compte que les différences écologiques entre taxons, sans considérer la phylogénie, tandis que la conception synthétique de la classification que nous préconisons s'appuie *à la fois* sur l'arbre phylogénétique (tel, du moins, qu'il peut être reconstitué à l'heure actuelle, c'est-à-dire souvent de manière incomplète ou imparfaite) et sur l'étude des divergences, c'est-à-dire qu'elle est "à la fois cladiste et gradiste". Sur la base de ces considérations générales, nous discutons ci-dessous plusieurs cas chez les Amphibiens et proposons de nouvelles synonymies ; d'autres cas subsistent, qui ne sont pas évoqués ici.

Pour la nomenclature des taxons du groupe-famille, nous utilisons ici pour la première fois un nouveau mode de notation, dérivé de celui récemment proposé par SMITH & SMITH (1980 : 9-10). Ces auteurs ont suggéré que lorsqu'un nom du groupe-famille a changé soit de rang soit de suffixe par rapport à l'orthographe originale, le nom de l'auteur initial soit placé entre parenthèses, suivi par le nom du premier auteur à avoir employé le suffixe actuel, et éventuellement suivi encore, si nécessaire, par le nom entre parenthèses du premier auteur à avoir employé à la fois le rang et le suffixe corrects : "For example, the superfamily Testudinoidea is attributed to "(Rafinesque) Fitzinger (Baur)", meaning that Rafinesque first proposed the name in accordance with the rules of the Code (as Testu-

dia), but not with the proper ending, first supplied by Fitzinger ; however, Fitzinger explicitly used that ending at the family level, and Baur was the first to use both spelling and rank correctly." (SMITH & SMITH, 1980 : 9). Ces propositions de règles sont intéressantes, car elles étendent aux noms du groupe-famille les règles de l'Art. 51 du *Code* (ANONYME, 1985 a). Nous suggérons de les étendre également aux noms du groupe-classe (sensu DUBOIS, 1984 d). En revanche, nous leur apportons une petite modification, quant à l'emploi des parenthèses : nous proposons que seul le nom de l'auteur du nom initial, qui apparaît en premier après celui-ci, soit hors de toutes parenthèses, et que ce soient en revanche les noms des auteurs des émendations subséquentes qui soient placés entre parenthèses. En effet, seul l'auteur du nom initial est "auteur" au sens du *Code*, le changement de rang d'un taxon à l'intérieur du groupe-famille ou la création d'une émendation justifiée n'entraînant pas le changement de l'auteur du nom de ce taxon (Art. 50). Il nous paraît toutefois intéressant, à titre d'information, de fournir entre parenthèses après le nom de l'auteur, au sens nomenclatural du terme, d'un nom, celui (ou ceux) de son émendation justifiée ou injustifiée. C'est ainsi que nous suggérons la notation suivante pour l'exemple cité ci-dessus : "Superfamille Testudinoidea Rafinesque, 1815 (Fitzinger, 1826) (Baur, 1893)".

Un cas particulier est celui des noms du groupe-famille conservés en vertu de l'Art. 40 du *Code :* nous proposons de faire figurer le nom de l'auteur du nom initial, supprimé, entre parenthèses après le nom du taxon et avant le nom de l'auteur du nom conservé. Ainsi dans le cas suivant : "Sous-famille Rhacophorinae (Günther, 1858) Hoffman, 1932 (Laurent, 1943)".

La situation est encore plus complexe dans le cas d'un nom attribué à un auteur différent de son auteur réel en vertu de la nouvelle formulation, fort discutable à notre avis (voir DUBOIS, 1985 a), des articles 32, 35 et 39 du *Code.* Dans ce cas nous laissons hors des parenthèses le nom de cet auteur (puisqu'il devient le seul auteur du nom au sens du *Code*), en le faisant suivre de l'auteur réel du nom du groupe-famille, puis, si besoin est, de l'auteur de l'émendation de celui-ci. Ainsi : "Famille Microhylidae (Fitzinger, 1843) Günther, 1858 (Noble, 1931) (Parker, 1934)".

C'est ce type de notation que nous employons ci-dessous pour tous les noms du groupe-famille et du groupe-classe. Dans tous les cas, le seul nom d'auteur qui ne soit pas entre parenthèses est celui de l'auteur du nom au sens du *Code*, et les autres noms ne donnent que des indications supplémentaires. Pour plus de détails bibliographiques sur les auteurs de ces noms et orthographes, on se reportera à nos travaux antérieurs (DUBOIS, 1981 b, 1984 c, 1984 d, 1985 a).

Ordre **URODELA** Rafinesque, 1815 (Bell, 1839)
Sous-ordre **SALAMANDROIDEI** Müller, 1831 (Tatarinov, 1964)

Famille **SALAMANDRIDAE** Goldfuss, 1820 (Gray, 1825)
Sous-famille **PLEURODELINAE** Tschudi, 1838 (Regal, 1966)

Genre **PLEURODELES** Michahelles, 1830

Discussion. - En s'appuyant sur le fait que les espèces *Pleurodeles waltl* et *Tylototriton verrucosus* sont susceptibles de donner des hybrides adultes viables (FERRIER, BEETSCHEN & JAY-

LET, 1971), DUBOIS (1982 a) a suggéré de réunir ces espèces, ainsi que les espèces voisines, dans un seul genre, qui doit conserver le nom *Pleurodeles* en raison de la règle de priorité. Par ailleurs, NUSSBAUM & BRODIE (1982) ont récemment montré l'existence de deux groupes distincts d'espèces au sein de l'ancien genre *Tylototriton*, et décrit le nouveau genre *Echinotriton*, considéré comme un sous-genre de *Tylototriton* par ZHAO & HU (1984) et par BRAME (in FROST, 1985). Ces données nous ont amené (DUBOIS, 1985 b) à reconnaître l'existence d'un seul genre *Pleurodeles*, avec trois sous-genres, qui comportent les espèces actuelles suivantes :

(1) Sous-genre *Pleurodeles* Michahelles, 1830 : *Pleurodeles (Pleurodeles) poireti* (Gervais, 1835) ; *Pleurodeles (Pleurodeles) waltl* Michahelles, 1830.

(2) Sous-genre *Tylototriton* Anderson, 1871 : *Pleurodeles (Tylototriton) kweichowensis* (Fang & Chang, 1932) ; *Pleurodeles (Tylototriton) taliangensis* (Liu, 1950) ; *Pleurodeles (Tylototriton) verrucosus* (Anderson, 1871).

(3) Sous-genre *Echinotriton* Nussbaum & Brodie, 1982 : *Pleurodeles (Echinotriton) andersoni* (Boulenger, 1892) ; *Pleurodeles (Echinotriton) asperrimus* (Unterstein, 1930) ; *Pleurodeles (Echinotriton) chinhaiensis* (Chang, 1932) ; *Pleurodeles (Echinotriton) hainanensis* (Fei & Yang, 1984).

Ordre **ANURA** Rafinesque, 1815 (Hogg, 1839)
Sous-ordre **DISCOGLOSSOIDEI** Sokol, 1977

Famille **DISCOGLOSSIDAE** (Tschudi, 1845) Günther, 1858

Discussion. - Contrairement à ce qui est affirmé par erreur dans FROST (1985 : 105), le nom qui devrait avoir priorité pour désigner cette famille n'est pas Alytidae Fitzinger, 1843, mais Bombinatoridae Gray, 1825 (voir DUBOIS, 1983 b, 1984 d, 1985 a). Ce dernier nom devrait devenir le nom valide de la famille, ce qui perturberait gravement la stabilité de la nomenclature dans ce cas, le nom Discoglossidae Günther, 1858 ayant certainement été employé plusieurs centaines de fois depuis sa création et étant actuellement considéré comme valide par tous les auteurs. Pour cette raison, le 24 septembre 1982 nous avons adressé à la Commission Internationale de Nomenclature Zoologique un article détaillé exposant ce cas, et demandant à la Commission de faire usage de ses pleins pouvoirs pour donner au nom Discoglossidae la priorité sur le nom Bombinatorinae, tout en conservant ce dernier nom pour un éventuel usage au niveau subfamilial (DUBOIS, sous presse). Malheureusement cet article n'a pas encore été publié dans le *Bulletin of zoological Nomenclature* — et a encore moins fait l'objet d'un vote. Récemment nous avons découvert que TSCHUDI (1845) avait créé un nom de famille Colodactyli, fondé sur le nom générique *Colodactylus*, actuellement considéré comme synonyme subjectif de *Discoglossus* (voir p. ex. GORHAM, 1966). Emendé en Colodactylidae, ce nom devrait avoir priorité sur le nom Discoglossidae, s'il n'existait l'Art. 40 du *Code*, qui permet d'attribuer à ce dernier nom la date de 1845 et de lui donner la priorité. Toutefois cela ne résoud pas les problèmes posés par les noms Bombinatorina Gray, 1825, Alytae Fitzinger, 1843 et Bombitatores Fitzinger, 1843, qui continuent à exiger une action de la Commission.

Récemment, SANCHIZ (1984) et ALCOVER, SANDERS & SANCHIZ (1984) ont ressuscité le nom Alytae Fitzinger, 1843 pour l'utiliser au niveau tribal. Cette action n'est pas

valide du point de vue nomenclatural, pour plusieurs raisons : (1) les auteurs reconnaissent simplement une tribu Alytini, mais ne mentionnent pas d'autres taxons supragénériques et subfamiliaux au sein de la famille des Discoglossidae : (a) si seulement deux sous-groupes sont reconnus dans cette famille, ils doivent avoir le rang de sous-familles (Alytinae, Discoglossinae), pas de tribus ; (b) s'il existait une sous-famille Alytinae comportant une tribu Alytini, cette sous-famille devrait également comporter une deuxième tribu (Bombinatorini) ; (2) dans tous les cas, le nom Bombinatorinae Gray, 1825 aurait priorité sur le nom Alytinae Fitzinger, 1843, et une tribu Alytini Fitzinger, 1843 ne pourrait être reconnue que comme subdivision d'une sous-famille Bombinatorinae Gray, 1825. SANCHIZ (1984 : 89) ne reconnaissant au sein des Discoglossidae que deux groupes *(Eodiscoglossus-Discoglossus-Latonia* et *Alytes-Bombina-Barbourula)* qui correspondent exactement aux deux sous-familles que nous avons proposé de reconnaître dans cette famille (DUBOIS, 1983 b, 1984 d, 1985 a), ces deux sous-familles doivent conserver les noms de Discoglossinae (Tschudi, 1845) Günther, 1858 (Fejérváry, 1921) et de Bombinatorinae Gray, 1825 (Dubois, 1983).

Sous-famille **BOMBINATORINAE** Gray, 1825 (Dubois, 1983)

Genre **ALYTES** Wagler, 1829

Discussion. - A la suite d'un travail pluridisciplinaire (HEMMER & ALCOVER, 1984) portant sur l'Alyte de Majorque, récemment découvert, HEMMER (1984 : 242) a proposé de désigner cette forme du nom d'*Alytes (Baleaphryne) muletensis* (Sanchiz & Adrover, 1977), tout en écrivant : "the present author considers it to be quite unimportant for the knowledge of the fascinating natural history of the Mallorcan midwife toad whether it is called *Alytes muletensis* or *Baleaphryne muletensis*". En réalité, tous les éléments dégagés par l'étude pluridisciplinaire en question indiquent que *Baleaphryne,* qui peut s'hybrider avec *Alytes* (MARTÍNEZ RICA, PARDO ARA & CERVANTES VALLEJOS, 1984), ne mérite nullement le rang générique, comme nous l'avions déjà suggéré (DUBOIS, 1984 d : 25). Quant à lui attribuer le rang subgénérique, pour rendre compte de ses particularités écologiques indéniables, cela ne serait justifié que si parallèlement le même rang était attribué à *Alytes cisternasii,* qui présente également une écologie fort divergente, quoique dans un sens différent, par rapport à celle de l'espèce-type *Alytes obstetricans* du genre (voir CRESPO, 1979 ; CRESPO, VIEGAS & VICENTE, 1984). Le nom générique *Ammoryctis* Lataste, 1879 serait disponible pour cette opération, et le genre *Alytes* comporterait les trois espèces actuelles suivantes : *Alytes (Alytes) obstetricans* (Laurenti, 1768), avec les trois sous-espèces *Alytes (Alytes) obstetricans obstetricans* (Laurenti, 1768), *Alytes (Alytes) obstetricans boscai* Lataste, 1879 et *Alytes (Alytes) obstetricans maurus* Pasteur & Bons, 1962 ; *Alytes (Ammoryctis) cisternasii* Boscá, 1879 ; *Alytes (Baleaphryne) muletensis* (Sanchiz & Adrover, 1977). Il faudrait y ajouter au moins une espèce fossile, *Alytes (Baleaphryne) talaioticus* (Sanchiz & Alcover, 1982). En ce qui nous concerne, toutefois, nous ne sommes pas convaincu que les divergences morphologiques et écologiques (et, par inférence, génétiques) entre ces espèces sont suffisamment importantes pour justifier la distinction de sous-genres, et nous estimons justifié de reconnaître un seul genre *Alytes,* avec quatre espèces actuelles et récentes, *Alytes obstetricans, Alytes cisternasii, Alytes muletensis* et *Alytes talaioticus.*

Sous-ordre **PIPOIDEI** Dubois, 1983

Superfamille **PELOBATOIDEA** Bonaparte, 1850 (Stannius, 1856) (Bolkay, 1919)

Famille **PELOBATIDAE** Bonaparte, 1850

Discussion. - Cette famille est traditionnellement divisée en deux sous-familles, Megophryinae et Pelobatinae. Toutefois, son homogénéité (homophylétisme, sensu DUBOIS, 1986 b) n'est nullement démontrée, comme l'ont suggéré plusieurs travaux récents.

C'est ainsi que DUBOIS (1980 c, 1984 d) a souligné l'hétérogénéité des formes est-asiatiques de cette famille, les unes ayant un têtard de type "généralisé" et les autres un têtard à bouche en entonnoir, que ROČEK (1981) a donné des arguments pour considérer que les genres *Pelobates* et *Scaphiopus* sont d'origine phylogénétique distincte, et enfin que SOKOL (1982) a montré que l'anatomie de l'appareil filtreur des têtards de cette famille permettait de reconnaître au sein de celle-ci trois groupes distincts : *Scaphiopus ; Megophrys ; Pelobates, Leptobrachium* et *Oreolalax.*

Pour tenir compte de ces premiers résultats, sans toutefois bouleverser complètement la classification traditionnelle, nous avons proposé (DUBOIS, 1983 b, 1984 d, 1985 a) de reconnaître provisoirement quatre sous-familles distinctes au sein des Pelobatidae :

(1) Sous-famille Pelobatinae Bonaparte, 1850 (Fejérváry, 1921) : *Pelobates* Wagler, 1830.

(2) Sous-famille Scaphiopodinae Cope, 1865 (Dubois, 1983) : *Scaphiopus* Holbrook, 1836.

(3) Sous-famille Leptobrachiinae Dubois, 1980 (Dubois, 1983) : *Leptobrachella* Smith, 1925 ; *Leptobrachium* Tschudi, 1838 ; *Leptolalax* Dubois, 1980 ; *Scutiger* Theobald, 1868.

(4) Sous-famille Megophryinae Bonaparte, 1850 (Noble, 1931) : *Megophrys* Kuhl & Van Hasselt, 1822 ; *Ophryophryne* Boulenger, 1903.

Sous-famille **LEPTOBRACHIINAE** Dubois, 1980 (Dubois, 1983)

Genre **LEPTOLALAX** Dubois, 1980

Leptolalax dringi sp. nov.

Holotype. - BMNH 1978.3, mâle adulte (SVL = 30,3 mm), récolté en août 1977 par Julian DRING à Gunong Mulu (Camp 4, 1800 m), 4° Division, Sarawak, Bornéo.

Paratypes. - BMNH 1978.4 et 1978.5, 2 mâles adultes, et BMNH 1978.2, 1 femelle adulte, mêmes données de récolte que l'holotype.

Diagnose et discussion. - L'espèce du genre *Leptolalax* dont la nouvelle espèce se rapproche le plus est *Leptolalax heteropus* (Boulenger, 1900) de Malaisie. Nous avons pu examiner et mesurer l'holotype BMNH 1947.2.25.7, femelle adulte (SVL = 31,7 mm), des Larut Hills, Perak, de cette dernière espèce, ainsi que de nombreux autres spécimens de Malaisie rapportés à celle-ci (BMNH 1974.4250-4274, 25 mâles adultes, et BMNH 1974.4275, une femelle adulte, Gunong Lawit, Trengganu, West Malaysia ; BMNH 1967.2309-2316, 8 mâles adultes, Gunong Benom, Paham, Central Malaya ; BMNH 1974 3049, un mâle adulte, "Malaisie").

Les comparaisons qui suivent s'appuient donc sur 34 mâles et 2 femelles adultes de *L. heteropus*, et 3 mâles et 1 femelle adultes de *L. dringi*.

Chez *L. heteropus*, à l'extrémité postérieure du repli glandulaire supratympanique, au-dessus de l'insertion du bras, une petite zone glandulaire blanche est différenciée, quoique fort petite par rapport à la glande arrondie et proéminente située en cette zone chez *L. pelodytoides* (Boulenger, 1893). Chez *L. dringi* cette zone glandulaire n'est pas distincte, en revanche deux petites zones glandulaires sont présentes, l'une en-dessous et légèrement en arrière du tympan, l'autre en-dessous de l'arrière de l'œil.

L. dringi se distingue également de *L. heteropus* par sa taille sensiblement plus grande (SVL : *heteropus*, mâles 24,2 - 28,5 mm, femelles 31,7 - 36,1 mm ; *dringi*, mâles 28,7 - 30,3 mm, femelle 37,5 mm), par la présence de nettes dilatations à l'extrémité de ses doigts et orteils, par son tubercule métatarsien bien plus long, à la limite distale peu nette (IMT/SVL : *heteropus*, 34 - 58 p.m. ; *dringi*, 57 - 69 p.m.), ainsi que par les dimensions du corps, les rapports suivants notamment étant diagnostiques entre les deux espèces : EN/SVL (*heteropus*, 76 - 89 p.m. ; *dringi*, 67 - 74 p.m.), TFTF/SVL (*heteropus*, 217 - 278 p.m. ; *dringi*, 279 - 307 p.m.), IPTL/SVL (*heteropus*, 53 - 77 p.m. ; *dringi*, 83 - 89 p.m.) et MPTW/SVL (*heteropus*, 16 - 27 p.m. ; *dringi*, 27 - 33 p.m.).

Etymologie du nom spécifique. - L'espèce est dédiée à Julian DRING, qui l'a récoltée et a eu l'amabilité de nous la confier pour étude.

Genre **SCUTIGER** Theobald, 1868

Discussion. - Dans un travail antérieur (DUBOIS, 1980 c), nous avions proposé de reconnaître deux sous-genres distincts au sein de ce genre : *Scutiger* Theobald, 1868, et *Oreolalax* Myers & Leviton, 1962. Cette classification a été adoptée par MATSUI (in FROST, 1985). A ces deux sous-genres, nous proposons ici d'en adjoindre un troisième, pour l'espèce *Megalophrys weigoldi* Vogt, 1924, connue par un seul exemplaire, que nous avons eu l'occasion d'examiner.

Sous-genre **AELUROLALAX** nov.

Espèce-type. - *Megalophrys weigoldi* Vogt, 1924, seule espèce connue du sous-genre.

Diagnose. - Le sous-genre *Aelurolalax* se distingue du sous-genre *Scutiger* par la combinaison suivante de caractères : (1) glandes axillaires petites, arrondies, sur les flancs juste en arrière des bras ; (2) tympan présent, arrondi, mais couvert par la peau et non visible en transparence ; (3) dents maxillaires présentes ; (4) sacs vocaux absents chez le mâle.

Par ailleurs, le nouveau sous-genre se distingue des deux sous-genres *Scutiger* et *Oreolalax* par : (1) la présence chez le mâle de deux petites glandes fémorales ovalaires à l'arrière de chaque cuisse, l'une située environ à mi-chemin entre l'anus et le genou, et l'autre environ au tiers de la distance entre la précédente et le genou ; (2) épines nuptiales du mâle très fines, noires, disposées en une plaque unique couvrant la totalité de la poitrine ainsi qu'une partie du ventre (diminuant en densité vers l'arrière mais présentes jusqu'aux deux tiers du ventre) ; épines noires légèrement plus grosses présentes sur le doigt I et sa base et sur le côté interne du doigt II ; traces d'épines également sur les bords de la mâchoire

inférieure ; (3) pattes postérieures bien plus longues. La langue n'est que très faiblement échancrée en arrière, plutôt comme dans le sous-genre *Scutiger* que dans le sous-genre *Oreolalax*.

Discussion. - L'espèce *Scutiger (Aelurolalax) weigoldi* (Vogt, 1924) est connue par un seul exemplaire, ZMB 27881, un mâle adulte (SVL = 58,2 mm ; TL = 30,5 mm) récolté par WEIGOLD sur le Mont Washan, à l'ouest de Longchi, Sichuan, Chine. Cette espèce était placée dans le genre *Megalophrys* par VOGT (1924). Cet auteur la rapprochait de l'espèce *M. boulengeri* (Bedriaga, 1898), dont LIU (1950) la considéra ensuite synonyme, sans avoir examiné aucun des deux holotypes.

Ayant eu la possibilité d'examiner l'holotype ZMB 27881 de *Scutiger weigoldi*, nous avons pu constater que cet exemplaire diffère fortement de l'espèce *S. boulengeri* (discutée ci-dessous), et présente plusieurs caractères non notés ou mal décrits dans la description originale (VOGT, 1924), tels que la présence de dents maxillaires et d'un tympan, d'épines nuptiales sur les deux premiers doigts et les parties inférieures du corps, de glandes axillaires et fémorales, ou d'une légère échancrure à l'arrière de la langue. Le spécimen présente une jolie coloration des parties dorsales du corps et des pattes, brunâtres tachées (corps) ou barrées (pattes) de marron foncé, qui rappelle la coloration de *Scutiger (Oreolalax) popei* Liu, 1947. Cette dernière espèce se distingue néanmoins très aisément de *S. weigoldi* par ses caractères sexuels secondaires (voir LIU, 1950), sa palmure rudimentaire alors que *S. weigoldi* a une palmure importante, la forme de la tête, etc. L'espèce *S. weigoldi* se distingue de toutes les autres espèces du genre *Scutiger* que nous avons examinées par ses pattes postérieures plus longues : le rapport TL/SVL est de 524 p.m. chez l'holotype de *S. weigoldi*, alors qu'il ne dépasse jamais 429 p.m. chez les 7 espèces du sous-genre *Scutiger (S. boulengeri, S. nyingchiensis, S. sikimmensis, S. nepalensis, S. mammatus, S. glandulatus, S. adungensis)* dont nous avons mesuré des exemplaires, et 504 p.m. chez 3 espèces du sous-genre *Oreolalax (S. pingii, S. popei, S. schmidti)*.

Etymologie du nom subgénérique. - Ce nom dérive des mots grecs αιλουρος (chat, chatte) et λαλος (babillard, bavard), racines qui se retrouvent dans d'autres noms génériques et subgénériques de la même sous-famille.

Sous-genre **SCUTIGER** Theobald, 1868

Discussion. - Nous avions, il y a quelques années, entrepris une révision du genre *Scutiger*, dont nous avions publié les premiers résultats (DUBOIS, 1974 a, 1978, 1979 a, 1980 b, 1980 c), lorsque nos collègues chinois décrivirent un bon nombre d'espèces nouvelles de ce genre, appartenant pour la plupart au sous-genre *Oreolalax* mais aussi au sous-genre *Scutiger* : la récente liste de FROST (1985) reconnaît au total 29 espèces nominales au sein du genre *Scutiger*. N'ayant pu, jusqu'à présent, obtenir de nos collègues chinois le prêt ou l'échange de spécimens représentatifs de leurs nouvelles espèces, nous avons dû surseoir à l'achèvement de cette révision dans son ensemble. Toutefois il nous est possible de donner ici de manière préliminaire quelques premiers résultats, concernant le sous-genre *Scutiger*.

Ainsi que nous l'avons déjà signalé (DUBOIS, 1978 : 169), il est possible de reconnaître au sein de ce sous-genre l'existence d'un groupe naturel d'espèces, caractérisées par leur type de caractères sexuels secondaires mâles, que nous avons appelé le groupe de *Scutiger*

sikimmensis (Blyth, 1854) ; les autres espèces du sous-genre peuvent provisoirement être réunies dans le groupe de *Scutiger mammatus* (Günther, 1896), qui devra sans doute être lui-même démantelé dans l'avenir.

Groupe de **Scutiger (Scutiger) sikimmensis** (Blyth, 1854)

Discussion. - Ce groupe est caractérisé par son type de caractères sexuels secondaires mâles (DUBOIS, 1978) : sacs vocaux internes ; épines cornées noires de petite taille, toutes semblables, présentes en période de reproduction sur le dessus des doigts I et II et le côté interne du doigt III, sur les plaques pectorales et axillaires et souvent à la base du bras, en face inférieure.

Ce groupe est le seul dont nous ayions pu examiner un nombre suffisant de spécimens, provenant de localités variées, pour être en mesure d'en proposer une révision globale. Nous donnons ici de manière préliminaire les résultats principaux de ce travail. Nous reconnaissons quatre espèces distinctes dans ce groupe, et considérons trois autres noms comme des synonymes plus récents. Les quatre espèces, discutées de manière un peu plus détaillée ci-dessous, peuvent être identifiées au moyen de la clé dichotomique suivante (voir aussi DUBOIS, 1978) :

1. Présence de pustules sur les parties inférieures du corps ; palmure importante ; taille petite (SVL adultes : 46,0 - 60,8 mm) ...... *Scutiger boulengeri* (Bedriaga, 1898)
Parties inférieures du corps lisses ; palmure réduite ou absente 2
2. Palmure moyennement développée ; taille moyenne (SVL adultes : 52,0 - 73,0 mm) .... *Scutiger nyingchiensis* Fei, 1977
Palmure absente ou à peine esquissée 3
3. Taille petite (SVL adultes : 44,0 - 61,5 mm) ; tête relativement petite (voir DUBOIS, 1978) .... *Scutiger sikimmensis* (Blyth, 1854)
Taille grande (SVL adultes : 66,7 - 77,5 mm) ; tête très large et longue (voir DUBOIS, 1978) .... *Scutiger nepalensis* Dubois, 1974

Il semble probable également que l'espèce *Aelurophryne maculata* Liu, 1950 appartient aussi à ce groupe, mais nous n'avons pu pour l'instant examiner de spécimen rapporté à cette espèce.

Scutiger (Scutiger) boulengeri (Bedriaga, 1898)

Discussion. - L'espèce *Leptobrachium boulengeri* fut décrite de manière fort détaillée par BEDRIAGA (1898) sur la base de deux spécimens, ZIN 1609 a (juvénile) et ZIN 1609 b (adulte) récoltés par N. M. PRZEWALSKI sur les rives de la rivière Dy-Chu, dans le haut cours du Yangtze Kiang (Tongtian He) (actuellement dans le sud du Qinghai). Etrangement, sans avoir examiné ces spécimens, LIU (1950 : 184) désigna le premier (juvénile) comme "type", donc comme lectotype au sens du *Code* (et non comme holotype, comme l'écrit MATSUI in FROST, 1985 : 417). Par la suite, ces deux spécimens furent détruits, probablement pendant la deuxième guerre mondiale (BORKIN, 1977). Toutefois, il existe dans les collections de l'Institut de Zoologie de Léningrad plusieurs autres spécimens de *Scutiger* récoltés grossièrement dans la même région que les syntypes de *L. boulengeri*, c'est-à-dire dans les montagnes où se rencontrent les trois provinces chinoises actuelles du Qinghai, du Xizang et du

Sichuan. Ces spécimens correspondent bien à la description et aux dessins de BEDRIAGA (1898), et appartiennent à notre avis à la même espèce que les deux syntypes perdus. On pourrait envisager, afin de fixer définitivement l'emploi du nom *Leptobrachium boulengeri* Bedriaga, 1898, de désigner l'un de ces spécimens (par exemple ZIN 2641.1, le seul mâle adulte bien conservé de cette série) comme néotype de cette espèce, toutefois les localités de récolte de ces spécimens appartiennent actuellement aux provinces du Xizang et du Sichuan, alors que la localité-type est située au Qinghai. Afin de se conformer à l'Art. 75 (d) (5) du *Code*, qui demande que le néotype provienne "d'une localité aussi voisine que possible de la localité-type originale", il semble préférable d'attendre de nouvelles récoltes de cette espèce dans le sud du Qinghai pour désigner un néotype. Les spécimens du Muséum de Léningrad que nous rapportons à cette espèce sont les suivants :

(1) ZIN 3056, femelle juvénile (SVL = 45,5 mm), récoltée en 1901 par P. K. KOZLOV à Lun-tok-ndo (= Lhatog ?), au nord-est de Qamdo, Xizang. Ce spécimen avait été déterminé avant la deuxième guerre mondiale comme *Megalophrys boulengeri* par Boris GUMILEVSKY, qui connaissait bien les collections de l'Institut de Zoologie (BORKIN, 1977), et l'avait sans doute comparé aux syntypes de BEDRIAGA.

(2) Plusieurs séries de spécimens conservés au Muséum de Léningrad sous le nom erroné de *Aelurophryne mammata*, récoltés par A. N. KAZNAKOV et P. K. KOZLOV en 1900 et 1901 sur le plateau de Kham, à l'ouest de Kangding, Sichuan : (a) ZIN 2641.1-6, un mâle adulte (SVL = 46,0 mm) et 5 juvéniles, vallée de la Khy-Chu, juillet 1900 ; (b) ZIN 2639, un mâle adulte (SVL = 51,0 mm), vallée de la Dse-Chu, août 1900 ; (c) ZIN 2627.1-2, une femelle adulte (SVL = 51,5 mm) et un juvénile, Jeni-tan, vallée de la Dse-Chu, mai 1901.

Par ailleurs, l'examen de divers spécimens conservés dans plusieurs institutions nous a convaincu que cette espèce à une très vaste répartition géographique, comprenant l'ouest et le nord du Sichuan, le sud du Qinghai, le Xizang et le nord-ouest du Népal, ce qui explique qu'elle ait été décrite plusieurs fois sous des noms différents : nous considérons en effet, en accord avec nos collègues chinois (ANONYME, 1977) qui sont arrivés aux mêmes conclusions indépendamment et sans avoir examiné les types, que les noms *Cophophryne alticola* Procter, 1922 et *Aelurophryne tainingensis* Liu, 1950 sont synonymes de *Leptobrachium boulengeri* Bedriaga, 1898. Nous donnons ci-dessous la liste des spécimens que nous avons examinés et que nous rapportons à cette espèce, dont nous fournirons ultérieurement une description détaillée et une analyse morphométrique :

(3) BMNH 1947.2.22.73 (= 1922.3.3.1), femelle adulte (SVL = 52 mm), Kharta Valley, 5030 m, Tibet (Xizang), Mount Everest Expedition, holotype de *Cophophryne alticola* Procter, 1922 (spécimen en mauvais état de conservation).

(4) BMNH 1923.5.6.1, juvénile (SVL = 35,0 mm), Chumbi Valley, 3200 m, Tibet (Xizang), Mount Everest Expedition, signalé par DUBOIS (1974 b) comme *Scutiger alticola.*

(5) USNM 67836-67837 (2 juvéniles), et USNM 67833 et 68815 (2 juvéniles), récoltés respectivement à Songpan, 2900 m, nord du Sichuan, et dans la Yellow Dragon Gorge, 3660 m, à l'est de Songpan, en juillet 1924 par D. C. GRAHAM, et signalés par STEJNEGER (1925 : 10) sous le nom *Aelurophryne mammata.*

(6) FMNH 49395 (mâle adulte, SVL = 50,5 mm) et 49396 (femelle adulte, SVL = 54,5 mm), respectivement holotype et paratype de *Aelurophryne tainingensis* Liu, 1950, récoltés en juillet 1943 par C. C. LIU à Taining, au nord-ouest de Kangding et au nord-est de Pamei, Sichuan.

(7) BMNH 1972.528-532 (1 mâle et 2 femelles adultes, 2 juvéniles) et MNHN 1977.1146-1169 (= AD ALT.001-010 et T.001-004, 5 mâles adultes, 5 juvéniles et 14 têtards), récoltés respectivement par K. H. HYATT en septembre 1954 et par M. SHERPA et P. TAMANG en septembre 1972 à Muktinath, 3960 m, Nord-Ouest-Népal, et signalés par DUBOIS (1974 b) sous le nom *Scutiger alticola.*

(8) RMNH 20402 et 20403 (6 têtards), 20405.A-D et 20406.A-C (4 mâles, 3 femelles), récoltés par P. E. OUBOTER et L. M. R. NANHOE en mai 1981 à 4 km au sud-ouest de Muktinath, 3600 m, Nord-Ouest-Népal.

La distribution géographique de l'espèce telle qu'elle apparaît maintenant est bien plus vaste que celle qui avait jusqu'à présent été attribuée à chacune des espèces nominales auxquelles elle avait été rapportée : cette distribution couvre vraisemblablement la majeure partie du Tibet, et plusieurs régions avoisinantes de haute altitude et à climat steppique. Si l'on en croit nos collègues chinois (ANONYME, 1977), qui l'ont récoltée dans de nombreuses localités du Xizang, elle est présente dans cette région de 3300 à 4950 m, ce qui ferait probablement de cette espèce d'Amphibiens celle qui atteint les altitudes les plus élevées dans le monde (l'holotype de *Cophophryne alticola* est dit provenir de 16500 ft, soit 5030 m, qui semble le record absolu). L'espèce se rencontre sur le plateau de Kham (à l'ouest de Kangding, Sichuan), où se trouve également la localité-type de *Scutiger mammatus* (Günther, 1896), ce qui explique qu'elle ait été plusieurs fois confondue avec cette dernière espèce, pourtant bien distincte.

Pour finir, signalons que nous estimons, sur la base de la description originale (morphologie, couleurs, écologie), que l'espèce *Aelurophryne maculata* Liu, 1950 est très proche de *Scutiger boulengeri,* dont elle pourrait même s'avérer synonyme. Malheureusement, l'holotype FMNH 55869 ne se trouve plus actuellement dans les collections du Muséum de Chicago (MARX, 1977), et le statut de ce nom ne pourra être établi avec certitude qu'après de nouvelles recherches dans la localité-type (Hasa, 3350 m, à l'est de Kantze = Garzê, nord-ouest du Sichuan), qui est située dans l'aire de répartition de *Scutiger boulengeri.*

Etant donnée l'ampleur de cette aire, il n'est pas étonnant que l'espèce manifeste une importante variabilité morphologique d'une région à l'autre, concernant notamment l'extension de la palmure, la forme, le nombre et la distribution des pustules dorsales et ventrales, la coloration, ainsi que le degré de réduction ou de disparition des dents maxillaires (voir DUBOIS, 1980 c) : chez certains spécimens, tel ZIN 2639 de la Dse-Chu, de petites dents maxillaires sont visibles ; chez d'autres, tel MNHN 1977.1146 de Muktinath, ces dents ne sont pas visibles en premier lieu, mais l'histologie montre la présence, au sein du maxillaire, de bourgeons dentaires nets, tandis que chez d'autres enfin de tels bourgeons font complètement défaut. Cette tendance à la disparition des dents maxillaires, déjà discutée ailleurs (MYERS & LEVITON, 1962 ; INGER, 1966 ; ANONYME, 1977 ; DUBOIS, 1980 c), serait une adaptation à la vie torrenticole en haute altitude : elle mène de formes pourvues de dents bicuspides comme les *Leptobrachium, Leptolalax* ou *Oreolalax* (*Scutiger schmidti* FMNH 49399 du mont Omei) à des formes totalement dépourvues de dents comme *Scutiger mammatus* ou *Scutiger sikimmensis* (MNHN 1977.1218 de Pungotanga), en passant par des formes à dents monocuspides comme *Scutiger adungensis* (BMNH 1932.6.8.6 de la vallée de l'Adung) (voir DUBOIS, 1979 a, 1980 c) ou certaines populations de *Scutiger boulengeri* où des bourgeons dentaires sont encore visibles dans le maxillaire. Il y a là un net continuum évolutif,

qui justifie l'attribution du rang de sous-genres, et non de genres distincts, à *Oreolalax* et *Scutiger* (voir DUBOIS, 1979 a, 1980 c, 1982 a, 1985 b).

Scutiger (Scutiger) nyingchiensis Fei, 1977

Discussion. - Cette espèce fut décrite à quelques mois d'écart sous deux noms distincts par deux auteurs différents, sur la base de spécimens provenant de localités éloignées, l'une située dans l'est du Tibet (*Scutiger nyingchiensis* Fei, 1977) et l'autre au Cachemire (*Scutiger occidentalis* Dubois, 1978). Bien que nous n'ayions pu examiner de spécimens de la première forme, la description qu'en donne FEI (in ANONYME, 1977) convient fort bien à nos propres spécimens du Cachemire et nous n'avons pas de doute sur la synonymie. Par ailleurs il est étonnant que cette espèce n'ait été décrite que si tardivement, car des spécimens en figuraient, sous des noms erronés, dans diverses collections depuis le début de notre siècle (voir DUBOIS, 1978, 1980 b). L'examen de la littérature et de divers spécimens nous amène à attribuer à cette espèce une répartition bien plus vaste que celle qui lui était jusqu'ici connue, puisque nous y rapportons maintenant des spécimens des régions suivantes (d'ouest en est) :

(1) Cachemire. (a) Spécimens examinés (DUBOIS, 1978) : Shukdhari (2920 - 3200 m) près de Sonamarg, forêt entre Gulmarg et Khilanmarg (2680 - 2850 m), Gulmarg (2690 m) et "Cachemire" (série-type de *Scutiger occidentalis* Dubois, 1978). (b) Spécimens non examinés : Gangabal Lake (3570 m), Nagabera (3050 - 3200 m), Lidarwart (2740 m) et Kreshen Sar Lake (3680 m) (ANNANDALE, 1917, sous le nom de *Rana pleskii*) ; Shesh Nag Lake (3660 m) et Chandra Sar Lake (3900 m) (AHMAD, 1946, sous le nom de *Cophophryne sikkimensis*).

(2) Ladakh. (a) Spécimens examinés (DUBOIS, 1978, 1980 b) : BMNH 1919.8.11.44, paratype de *Scutiger occidentalis* Dubois, 1978, récolté par C. L. BOULENGER en août 1917 dans la vallée de Ladakh, et signalé sous le nom de *Aelurophryne mammata* par BOULENGER (1919) ; MNHN 1916.279, récolté par Guy Babault en 1914 à Dras, et signalé sous le nom de *Bufo andersoni* par CHABANAUD (1922). (b) Spécimens non examinés : Kargil (DUDA & SAHI, 1977, sous le nom de *Cophophryne sikkimensis*).

(3) Ouest-Népal. Spécimens examinés : BMNH 1953.1.1.44-45 (deux mâles adultes, SVL 61,5 et 60,0 mm), torrent au nord de Maharigaon, 4110 m, Ouest-Népal, 5 juillet 1952, O. POLUNIN, W R. SYKES et L. H. J. WILLIAMS. Ces deux spécimens avaient été signalés par SMITH & BATTERSBY (1953) sous le nom de *Scutiger sikkimensis.* Malgré leur mauvais état de conservation, ils peuvent être sans ambiguïté rattachés à l'espèce *Scutiger nyingchiensis* Fei, 1977, qui doit donc être ajoutée à la liste des espèces d'Amphibiens du Népal (DUBOIS, 1976, 1980 b, 1981 d ; DUBOIS & MATSUI, 1983), ce qui porte à 41 (avec la nouvelle espèce de *Rhacophorus* nommée ci-dessous) le nombre de celles-ci.

(4) Est du Xizang Spécimens non examinés · Nyingchi, Bomi (Zhamu), Yadong, 2730 - 4560 m (ANONYME, 1977).

Scutiger (Scutiger) sikimmensis (Blyth, 1854)

Discussion. - Cette espèce fut décrite pour la première fois, sous le nom de *Bombinator sikimmensis,* par BLYTH (1854) sur la base de deux exemplaires adultes, un mâle et une femelle (THEOBALD, 1868), récoltés par W. S. SHERWILL au Sikkim. Elle n'a été que peu de fois retrouvée par la suite, malgré ce que pourraient laisser croire les nombreuses mentions ulté-

rieures de son nom dans la littérature, qui sont pour la plupart fondées sur des identifications erronées et des confusions avec d'autres espèces du genre *Scutiger* (voir notamment : LIU, 1950 ; MYERS & LEVITON, 1962 ; DUBOIS, 1978, 1979 a). En réalité cette espèce a une répartition géographique bien plus limitée qu'on ne l'a longtemps cru, puisqu'elle n'est présente qu'au Népal, au Sikkim et probablement aussi au Bhoutan.

Lors de notre séjour au Muséum de Calcutta en août 1973, nous avons en vain demandé à examiner les deux syntypes de *Bombinator sikimmensis*, ainsi que l'exemplaire provenant du Sengalila Range, Darjeeling (frontière avec le Népal), signalé sous le nom de *Bufo sikkimmensis* par ANDERSON (1871 : 204) : ces trois spécimens doivent donc être considérés comme perdus (pour plus de détails à ce sujet, voir DUBOIS, 1984 e : 156). Afin de stabiliser définitivement l'emploi du nom *Bombinator sikimmensis* Blyth, 1854, nous désignons ici comme néotype de cette espèce le spécimen BMNH 1887.11.2.25, mâle adulte non reproducteur (SVL = 47,0 mm), récolté, ainsi qu'une femelle adulte BMNH 1887.11.2.26 (SVL = 41,5 mm) et qu'un juvénile BMNH 1887.11.2.27, par W. T. BLANFORD à "Byutan, foot of Yakla Pass, Sikkim, at an altitude of 13000 ft", selon BOULENGER (1887), et signalé par ce dernier auteur sous le nom de *Cophophryne sikkimensis*. Cette action entraîne également la restriction de la localité-type à Byutan. Nous n'avons pu situer cette localité sur la carte au 1/150.000° du Sikkim (deuxième édition, 1981) publiée par le Geographical Survey of India : peut-être est-elle proche du Bitang Chho ou de Byu Chhu, c'est-à-dire dans le sud-est du Sikkim, près de la frontière du Bhoutan.

Malgré sa répartition relativement restreinte, cette espèce manifeste une importante variabilité intra- et interpopulationnelle, qui fera l'objet d'une analyse ultérieure. Signalons ici, d'ouest en est, les localités d'où nous avons examiné des spécimens que nous rapportons à cette espèce :

(1) Ouest-Népal : Thankur, 3350 m, au nord de Dhorpatan (SMF 68678-68680, 1 mâle et 2 femelles adultes, J. MARTENS, mai 1973).

(2) Centre-Ouest-Népal : Ghorapani, 2800-2960 m (MNHN 1977.1170-1179, 10 têtards, A. DUBOIS, août 1972 ; RMNH 20400.A-B et 20401, 2 mâles adultes et 1 jeune femelle, P. E. OUBOTER et L. M. R. NANHOE, mai 1981).

(3) Centre-Nord-Népal : Langtang Village, 3350 m (BMNH 1950.1.5.49, 1 femelle adulte, O. POLUNIN, août 1949) (SMITH, 1951).

(4) Centre-Est-Népal : Namche Bazar, Pungotanga, Tesinga, Thammu, Kisibu Khola, entre Monjo et Benkar, Najing, Waka Khola, Salpa Pokhari (MNHN 1977.1186-1283 et non numérotés, nombreux adultes, jeunes et têtards, A. DUBOIS et D. PAYEN, juin-juillet 1973) (voir DUBOIS, 1976) ; Junbesi, 3660 m (CAS 90712-90713, 2 mâles adultes ; CAS 90714, 5 têtards) ; au-dessus de Tarabhir, 3350 m (CAS 90674, 3 têtards).

(5) Est-Népal : Jaljale Himal, 4100 m (MNHN 1977.1180-1182, 3 juvéniles, J.-F. DOBREMEZ et C. JEST, août 1972) ; Lam Pokhari, 2900 m (MNHN 1977.1183, 1 mâle adulte, A. DUBOIS, mai 1973) ; Tershie Khola, sous Gupa Pokhari (MNHN non numérotés, têtards, A. DUBOIS et D. PAYEN, juillet 1973) ; Yangle, 3570 m, Barun Khola (MNHN 1977.1184-1185, 2 mâles adultes, J. MCNEELY, juin 1974).

(6) Sikkim : Byutan, au pied de la Yakla pass, 3960 m (voir ci-dessus) ; Nenmor (ou Menmor) Lake (BMNH 1947.3.1.50-57, 8 têtards, S. L. HORA, septembre 1943).

Scutiger (Scutiger) nepalensis Dubois, 1974

Discussion. - Cette espèce, récoltée pour la première fois en avril 1973, a une répartition géographique bien plus limitée que les précédentes, puisqu'elle n'est connue que de l'Ouest-Népal. Outre la localité-type, Khaptar, entre Doti et Chainpur, 2950 m (DUBOIS, 1974 a), l'espèce a depuis été récoltée en mai 1973 par J. MARTENS (SMF 68675-68677, 2 femelles et 1 juvénile, Dhorpatan, 3000 m ; SMF 65681, 1 femelle juvénile, Dhule, 3650 m, au nord d'Emaka) et en juillet 1981 par P. E. OUBOTER et L. M. R. NANHOE (RMNH 20403.A-B, 2 mâles adultes, Dhorpatan, 2920 m ; RMNH 29399.A, 1 mâle adulte, et RMNH 20399.B, 1 juvénile, respectivement à 3070 et 3100 m et à 2 km et 5 km à l'est de Gurja Ghat, à l'est de Dhorpatan).

Les nouveaux spécimens ressemblent étroitement à ceux de la série-type. L'espèce est bien définie, se distinguant nettement de *Scutiger sikimmensis,* dont elle se rapproche fortement à tous les autres égards, par sa taille plus grande et les grandes dimensions de sa tête (voir DUBOIS, 1978).

***Groupe de* Scutiger (Scutiger) mammatus** (Günther, 1896)
Scutiger (Scutiger) mammatus (Günther, 1896)

Discussion. - GÜNTHER (1896) a décrit cette espèce sous le nom de *Bufo mammatus,* sur la base de trois spécimens de Tungsolo (Tungolo), Kham Plateau, ouest du Sichuan, Chine. L'espèce fut redécrite de manière détaillée, comme *Aelurophryne mammata* (Günther, 1896) par LIU (1950), qui considéra *Aelurophryne gigas* Zarevskij, 1925 comme synonyme de ce dernier nom, sans toutefois avoir examiné les types de ces deux espèces nominales. Ayant pu étudier les deux séries-types, nous confirmons cette synonymie et apportons ci-dessous quelques précisions.

Concernant les syntypes de *Bufo mammatus* Günther, 1896, MATSUI (in FROST, 1985 : 419) n'en cite que deux, portant le numéro 1968. Ces deux spécimens, ZIN 1968.1-2, sont deux femelles adultes en très mauvais état de conservation, qui portent les indications de récolte suivantes (BORKIN, 1975) : "Tibet, Kham Plateau, Batang, by POTANIN, 3.6.1893". Ces indications ne correspondent que partiellement à celles données par GÜNTHER (1896 : 208) dans sa description originale de l'espèce : "Three specimens were obtained by Mr. POTANIN in the mountains and on the plateau of Kham (Tung-so-lo) on May 16 and July 3, 1894."Ni la date, ni le lieu exact de capture ne coïncident, ce qui nous incite à mettre en doute le fait que ces deux spécimens aient effectivement appartenu à la série-type originale.

En revanche il existe dans les collections du British Museum un troisième spécimen, non mentionné par MATSUI (in FROST, 1985), étiqueté comme "type" et qui porte comme seule information de récolte "Kham Plateau". Ce spécimen, BMNH 1947.2.22.74 (= 1899. 11.13.1), fut manifestement examiné par GÜNTHER, qui travaillait au British Museum, et appartenait très vraisemblablement à la série-type originale. C'est pourquoi nous désignons ici ce spécimen comme lectotype de *Bufo mammatus* Günther, 1896. Il s'agit d'une femelle adulte (SVL = environ 61 mm), qui est également en très mauvais état de conservation.

LIU (1950 : 120-125) a redécrit l'espèce en se fondant principalement sur une importante série de 52 spécimens récoltés le 27 juillet 1929 par Herbert STEVENS à Hlagong,

près de Yajiang, à l'ouest de Kangding, et alors conservés au Muséum de Chicago. Nous avons pu examiner la plupart des spécimens de cette série (dont une partie ont été échangés avec d'autres Muséums), et considérons aussi qu'ils appartiennent à la même espèce. C'est manifestement un de ces spécimens, un mâle adulte, qui est représenté sous le nom de *Aelurophryne mammata* en fig. 25 du travail de LIU & HU (1961 : 107). En revanche le spécimen qui apparaît en vues dorsale et ventrale de la fig. 17 de LIU (1950 : 121) est le mâle adulte USNM 82675, récolté, avec deux juvéniles USNM 82678-82679, à Gieio-Long-Shien (= Jiulong), au sud-ouest de Kangding, Sichuan, par D. C. GRAHAM en août 1930, et déterminé comme *Aelurophryne mammata* par STEJNEGER (LIU, 1950 : 118).

Les deux syntypes de *Aelurophryne gigas* Zarevskij, 1925 existent encore au Muséum de Leningrad, où ils portent les numéros ZIN 2631.1-2 (et non pas 2637, comme il est écrit par erreur dans ZAREVSKIJ, 1925 : 77). Ces deux spécimens, récoltés en septembre 1900 par P. K. KOZLOV sur le plateau de Kham, Cham-Chu River, Sichuan, sont deux adultes en relativement bon état de conservation, dont la taille n'est pas exceptionnellement grande pour l'espèce *Scutiger mammatus*. Le mâle ZIN 2631.1 mesure 62,6 mm de longueur museau-anus, alors que 21 mâles adultes de Hlagong mesurent de 56,5 à 77,4 mm (m = 66,1 ± 6,0 mm) ; la femelle ZIN 2631.2 mesure 69,0 mm, alors que 12 femelles adultes de Hlagong mesurent de 60,6 à 73,5 mm (m = 67,1 ± 4,5 mm). Par ailleurs ces spécimens correspondent bien par tous leurs caractères aux autres spécimens de *Scutiger mammatus* que nous avons examinés. Nous désignons ici le spécimen ZIN 2631.1, mâle adulte non reproducteur, comme lectotype de *Aelurophryne gigas* Zarevskij, 1925, synonyme plus récent de *Bufo mammatus* Günther, 1896.

Scutiger (Scutiger) glandulatus (Liu, 1950)

Discussion. - LIU (1950) décrivit les deux nouvelles espèces *Aelurophryne brevipes* et *Aelurophryne glandulata*. Celles-ci furent ensuite considérées conspécifiques par LIU & HU (1961) qui, agissant comme premiers réviseurs, retinrent le nom *Aelurophryne glandulata* pour l'espèce. Ayant eu la possibilité d'examiner l'holotype FMNH 49392 de *Aelurophryne glandulata* ainsi que l'holotype FMNH 49393 et un paratype FMNH 49394 de *Aelurophryne brevipes*, nous étions arrivé indépendamment à la même conclusion (avant de connaître le travail de LIU & HU, 1961) et confirmons cette synonymie. Nous attribuons également à cette espèce le spécimen AMNH 52206, un mâle adulte (SVL = 62,0 mm) récolté en août 1934 par Jack YOUNG à Minya Konka, Tze Mei, Sichuan.

Sous-famille **MEGOPHRYINAE** Bonaparte, 1850 (Noble, 1931)

Discussion. - Cette sous-famille regroupe les Pelobatidae asiatiques dont le têtard a une bouche en entonnoir tourné vers le haut. Dans notre travail de 1980 c, nous avions hésité sur le rang à attribuer à ce groupe (genre ou tribu) et avions provisoirement proposé de maintenir toutes ces formes au sein d'un genre unique *Megophrys*, avec deux sous-genres *Megophrys* Kuhl & Van Hasselt, 1822 et *Ophryophryne* Boulenger, 1903.

TIAN & HU (1983) ont récemment proposé de subdiviser le premier de ces ensembles (*Megophrys* s. str.) en trois groupes distincts, auxquels ils attribuent le rang de genre : *Brachytarsophrys* Tian & Hu, 1983 ; *Megophrys* Kuhl & Van Hasselt, 1822 ; *Atympanophrys* Tian & Hu, 1983. Les différences invoquées par ces auteurs entre les trois groupes sont réelles,

et traduisent manifestement l'existence de trois stades évolutifs différents, mais ne sont pas à notre avis suffisamment importantes et significatives (notamment en termes écologiques) pour justifier le rang générique attribué à ces taxons par TIAN & HU (1983). En revanche, à la lumière de ces comparaisons, les différences entre *Megophrys* s. str. et *Ophryophryne* sont sensiblement plus marquées et significatives (voir DUBOIS, 1980 c). Nous proposons de traduire ces disparités quant aux divergences (morphologiques, écologiques, et vraisemblablement génétiques) entre ces différents groupes, par ailleurs étroitement apparentés, en adoptant la classification suivante des Megophryinae :

(1) Genre *Megophrys* Kuhl & Van Hasselt, 1822 :

(a) Sous-genre *Brachytarsophrys* Tian & Hu, 1983 : *Megophrys (Brachytarsophrys) carinensis* (Boulenger, 1889).

(b) Sous-genre *Atympanophrys* Tian & Hu, 1983 : *Megophrys (Atympanophrys) shapingensis* Liu, 1950.

(c) Sous-genre *Megophrys* Kuhl & Van Hasselt, 1822 : toutes les espèces citées par DUBOIS (1980 c : 472), à l'exception des deux espèces ci-dessus, ainsi que de "*M. monticola*", qui doit porter le nom *Megophrys (Megophrys) montana* Kuhl & Van Hasselt, 1822 (voir DUBOIS, 1982 b), et en y ajoutant *Megophrys (Megophrys) pachyproctus* Huang, 1981.

(2) Genre *Ophryophryne* Boulenger, 1903 · *Ophryophryne microstoma* Boulenger, 1903 ; *Ophryophryne poilani* Bourret, 1937.

Sous-ordre **RANOIDEI** Wilbrand, 1814 (Sokol, 1977)

Superfamille **HYLOIDEA** Rafinesque, 1815 (Gray, 1825) (Stannius, 1856) (Dubois, 1983)

Famille **LEPTODACTYLIDAE** (Tschudi, 1838) Werner, 1896

Sous-famille **TELMATOBIINAE** Fitzinger, 1843 (Vellard, 1951)

Tribu **ELEUTHERODACTYLINI** Lutz, 1954 (Lynch, 1969)

Genre **LADAILADNE** nov

Espèce-type. - *Eleutherodactylus jasperi* Drewry & Jones, 1976, seule espèce connue du genre.

Diagnose. - Ce genre se distingue du genre *Eleutherodactylus* Duméril & Bibron, 1841, dont il est très proche du point de vue de la morphologie de l'adulte, par son mode de reproduction ovovivipare, l'embryon se développant dans l'oviducte de la femelle grâce aux réserves vitellines importantes de l'œuf.

Discussion. - Dans leur description originale d'*Eleutherodactylus jasperi*, DREWRY & JONES (1976 : 164) reconnaissent que le développement de l'ovoviviparité, chez cette espèce de Porto Rico, représente un saut évolutif important, et envisagent de placer cette espèce dans un nouveau genre. S'ils ne le font pas, c'est simplement parce que celle-ci est manifestement apparentée, à en juger par la morphologie de l'adulte, au groupe d'*Eleutherodactylus auriculatus* (Cope, 1862), et qu'ils estiment qu'un genre distinct ne devrait être reconnu pour leur nouvelle espèce qu'au cas où le genre *Eleutherodactylus* serait démantelé en plusieurs genres Tel n'est pas notre point de vue. Malgré l'existence d'un nombre élevé d'espèces

(405, réparties en 21 groupes d'espèces, selon LYNCH & SCHWARTZ in FROST, 1985), qui en fait le plus grand genre de Vertébrés, le genre *Eleutherodactylus* manifeste une grande homogénéité, aussi bien du point de vue de la morphologie que de celui du mode de reproduction et de développement (voir LYNCH, 1971, 1976 ; LAMOTTE & LESCURE, 1977). En revanche, l'acquisition de l'ovoviviparité par *Ladailadne jasperi* traduit un saut évolutif qui sépare cette espèce de l'ensemble du genre *Eleutherodactylus*. Il est certain, comme le souligne WAKE (1978), que cette acquisition a été rendue possible par l'existence de plusieurs prédispositions présentes chez d'autres espèces voisines du genre *Eleutherodactylus*, telles que la petite taille, le développement direct, la faible fécondité et la fécondation interne. TOWNSEND et al. (1981) ont récemment démontré expérimentalement l'existence d'une fécondation interne chez *Eleutherodactylus coqui* Thomas, 1966, une espèce du groupe d'*E. auriculatus*. Il n'en reste pas moins que le passage à l'ovoviviparité représente comme l'écrit WAKE (1978 : 129) une "reproductive experiment" qui implique un certain nombre de modifications fondamentales, concernant notamment la mise en place d'un contrôle hormonal (WAKE, 1978 : 131).

Il est certain que l'érection du genre *Ladailadne* rend le groupe d'*E. auriculatus*, et partant le genre *Eleutherodactylus* dans son ensemble, paraphylétiques, mais, comme nous l'avons rappelé plus haut, ceci n'est nullement incompatible avec une conception synthétique de la classification, qui demande seulement que les groupes reconnus soient homophylétiques, pas nécessairement holophylétiques (voir DUBOIS, 1986 b).

WAKE (1978 : 131) suggère qu'il pourrait exister d'autres espèces ovovivipares classées actuellement dans le genre *Eleutherodactylus*, telle que peut-être *E. orcutti* Dunn, 1928 de la Jamaïque. Si cette hypothèse était confirmée, il serait important d'établir si l'ovoviviparité est apparue une seule fois chez un ancêtre commun à ces différentes espèces (qui devraient alors être réunies dans le genre *Ladailadne*), ou si au contraire elle est apparue indépendamment dans plusieurs groupes distincts issus du genre *Eleutherodactylus* (qui devraient alors être reconnus comme autant de genres distincts).

Etymologie du nom générique. - Il s'agit d'une combinaison arbitraire de lettres, à laquelle nous attribuons le genre grammatical féminin.

Famille **BUFONIDAE** Gray, 1825 (Bell, 1839)

Discussion. - Pour tenter de rendre compte de l'hétérogénéité de cette famille, démontrée dans divers travaux récents (TIHEN, 1960 ; INGER, 1966 ; MCDIARMID, 1971 ; TRUEB, 1971 ; BLAIR, 1972 ; GRANDISON, 1978, 1980 a, 1981 ; LAURENT, 1980, 1986 ; WAKE, 1980 ; PREGILL, 1981), nous avons récemment suggéré (DUBOIS, 1983 b, 1984 d, 1985 a) de subdiviser provisoirement celle-ci en cinq sous-familles. Cette proposition a été totalement ignorée, non discutée ou critiquée, par FROST, GRANDISON, HILLIS, HOOGMOED & INGER (in FROST, 1985). Il est donc utile d'y insister ici, et surtout de souligner que cette classification fut proposée de manière provisoire, de façon à stimuler les recherches ultérieures sur cette question, mais en ayant soin de n'utiliser que des noms du groupe-famille déjà existants, donc sans créer aucun encombrement nomenclatural inutile. Dans un cas nous avons même fait appel à un artifice, pour ne pas avoir à créer de nouveau nom : il s'agit de l'emploi provisoire du nom Adenominae pour la sous-famille des Bufonidae est-asiatiques (voir DUBOIS, 1984 d : 34).

Les contenus génériques des cinq sous-familles proposées sont les suivants :

(1) Sous-famille Bufoninae Gray, 1825 (Fejérváry, 1917) : *Bufo* Laurenti, 1768.

(2) Sous-famille Atelopodinae Fitzinger, 1843 (Davis, 1935) : *Atelopus* Duméril & Bibron, 1841 ; *Crepidophryne* Cope, 1889 ; *Dendrophryniscus* Jiménez de la Espada, 1871 ; *Melanophryniscus* Gallardo, 1961 ; *Oreophrynella* Boulenger, 1895 ; *Osornophryne* Ruíz-Carranza & Hernández-Camacho, 1976 ; *Peltophryne* Fitzinger, 1843 ; *Rhamphophryne* Trueb, 1971.

(3) Sous-famille Tornieriobatinae Miranda-Ribeiro, 1926 (Dubois, 1983) : voir ci-dessous.

(4) Sous-famille Adenominae Cope, 1860 (Dubois, 1983) : *Ansonia* Stoliczka, 1870 ; *Bufoides* Pillai & Yazdani, 1973 ; *Leptophryne* Fitzinger, 1843 ; *Pedostibes* Günther, 1876 ; *Pelophryne* Barbour, 1938 ; *Pseudobufo* Tschudi, 1838.

(5) Sous-famille Allophryninae Goin, Goin & Zug, 1978 (Dubois, 1983) : *Allophryne* Gaige, 1926.

Sous-famille **TORNIERIOBATINAE** Miranda-Ribeiro, 1926 (Dubois, 1983)

Discussion. - Les travaux récents de TIHEN (1960), CHANNING (1978), GRANDISON (1978, 1980 a, 1980 b, 1981), GRANDISON & ASHE (1983) et WAKE (1980) nous permettent de mieux comprendre l'évolution des Bufonidae africains. Nous proposons ici, en nous appuyant sur ces travaux, une subdivision de cette sous-famille en trois tribus, qui correspondent à des groupes homophylétiques. Celles-ci sont définies et discutées ci-dessous.

Tribu **TORNIERIOBATINI** Miranda-Ribeiro, 1926 (emend. nov.)

Genre-type. - *Tornieriobates* Miranda-Ribeiro, 1926 (espèce-type par monotypie : *Pseudophryne vivipara* Tornier, 1905).

Genres inclus. - *Capensibufo* Grandison, 1980 ; *Didynamipus* Andersson, 1903 ; *Nectophrynoides* Noble, 1926 ; et les trois nouveaux genres nommés ci-dessous.

Diagnose. - Ce groupe correspond à la branche la plus primitive de la "*Nectophryne* line", telle qu'elle est définie par GRANDISON (1981), qui se distingue de la branche la plus évoluée de ce groupe par les caractères suivants : (1) omosternum présent (sauf chez *Didynamipus*) ; (2) forme et insertion du muscle iliacus externus (pour plus de détails voir GRANDISON, 1978, 1980 a, 1981) ; (3) œufs pigmentés (sauf chez *Didynamipus* et *Nectophrynoides* s. str.).

Discussion. - L'analyse présentée par GRANDISON (1978, 1980 a, 1981) et WAKE (1980) montre de manière fort convaincante que le groupe de 11 espèces dont il s'agit ici constitue un ensemble homophylétique, au sein duquel sont apparues plusieurs intéressantes spécialisations dans le mode de reproduction et de développement. Toutefois nous sommes en désaccord avec la définition large du genre *Nectophrynoides* proposée par GRANDISON (1978) et acceptée par WAKE (1980) : selon cette définition, ce genre contient maintenant des espèces à reproduction aquatique avec stade têtard libre, des espèces à gros œufs et à ponte et développement terrestres, des espèces ovovivipares et des espèces vivipares. A ce sujet, GRANDISON (1978: 121) écrit : « I am conscious that such a move is contrary to INGER's (1958) proposal that a genus should be defined in terms of adaptive features but as KLUGE (1966) points out "adaptive parallelisms are much more common than formerly realised (sic) and

thereby rule against the adaptive criterion being the only character to define a genus". » En réalité la critique de KLUGE (1966 : 18) et de GRANDISON (1978) de l'utilisation de critères écologiques pour définir les genres porte à faux (voir DUBOIS, 1982 a, 1985 b) : s'il est vrai que ces critères ne peuvent suffire *à eux seuls* pour définir les genres, en raison des multitudes de phénomènes de convergence et de parallélisme qui jalonnent l'évolution biologique, cela ne signifie nullement qu'il ne s'agisse pas de critères *supplémentaires* fort importants pour définir les genres, dans un groupe dont par ailleurs une analyse phylogénétique a été effectuée ; de plus, ces critères s'avèrent surtout utiles pour *séparer* en des genres distincts des espèces morphologiquement proches (DUBOIS, 1982 a : 39, 1985 b : 20, 93-94), mais sont bien moins utiles pour réunir des espèces, contrairement à ce que semblent penser KLUGE (1966) et GRANDISON (1978). Nous avons il y a plusieurs années (DUBOIS, 1982 a : 49-50) attiré l'attention sur l'hétérogénéité du genre *Nectophrynoides* s. l. et suggéré que celui-ci devait être subdivisé en quatre genres, en espérant que les auteurs travaillant sur ce groupe décriraient ces derniers, ce qui ne fut pas le cas. GRANDISON (in FROST, 1985 : 70) ne fait pas mention de nos remarques, pas même pour les critiquer, et ne semble pas avoir l'intention de nommer de nouveaux genres. C'est pourquoi nous proposons formellement ci-dessous de nouveaux noms pour les genres que nous avions définis auparavant (DUBOIS, 1982 a, 1985 b).

Genre **NECTOPHRYNOIDES** Noble, 1926

Espèce-type.- Nectophryne tornieri Roux, 1906, par désignation originale.

Espèces incluses. - Nectophrynoides cryptus Perret, 1971 ; *Nectophrynoides minutus* Perret, 1972 ; *Nectophrynoides tornieri* (Roux, 1906) ; *Nectophrynoides viviparus* (Tornier, 1905).

Diagnose et discussion. - Nectophrynoides s. str., tel que nous le redéfinissons ici, ne regroupe plus que les espèces ovovivipares, à œufs dépigmentés, gros et peu nombreux, de l'ensemble *Nectophrynoides* s. l. (sensu GRANDISON, 1978, 1981 et WAKE, 1980). Pour plus de détails sur la biologie reproductive de ces espèces, voir LAMOTTE & XAVIER (1972) et LAMOTTE & LESCURE (1977). Selon GRANDISON (1981 : 209), ces espèces de Tanzanie constituent un groupe très homogène représentant une lignée qui s'est différenciée avant celle menant aux espèces éthiopiennes et occidentales de *Nectophrynoides* s. l., mais après celle menant à *Capensibufo.*

Genre **SPINOPHRYNOIDES** nov.

Espèce-type. - Bufo osgoodi Loveridge, 1932, seule espèce connue du genre.

Diagnose et discussion. - Ce genre se caractérise, au sein de l'ensemble *Nectophrynoides* s. l., par son mode primitif de reproduction et de développement : *Spinophrynoides osgoodi* pond dans l'eau de nombreux œufs petits et pigmentés qui donnent naissance à des têtards libres de type classique, avec bec et denticules cornés (GRANDISON, 1978). Selon WAKE (1980), cette espèce occuperait une position primitive par rapport à l'ensemble *Nectophrynoides* s. l., tandis que selon GRANDISON (1981) elle serait issue d'une lignée différenciée après celle menant à *Nectophrynoides* mais avant celle menant aux deux genres suivants.

Etymologie du nom générique. - Ce nom évoque celui du genre voisin *Nectophrynoides,* et de plus fait allusion au fait que les mâles reproducteurs de l'espèce-type sont extrêmement épineux (voir GRANDISON, 1978).

Genre **ALTIPHRYNOIDES** nov.

Espèce-type. - *Nectophrynoides malcolmi* Grandison, 1978, seule espèce connue du genre.

Diagnose et discussion. - Ce genre se distingue des autres genres de l'ensemble *Nectophrynoides* s. l. par son mode de reproduction et de développement, étudié en détail par GRANDISON (1978) et WAKE (1980) : *Altiphrynoides malcolmi* pond à terre des œufs gros, peu nombreux et peu pigmentés, dont le développement se déroule hors de l'eau ; le têtard est dépourvu de bec et de denticules cornés ; la fécondation est probablement interne (WAKE, 1980). Selon GRANDISON (1978, 1981) et WAKE (1980), ce genre est cladistiquement voisin du suivant ; il serait issu d'une lignée différenciée après celle menant à *Spinophrynoides* (GRANDISON, 1981).

Etymologie du nom générique. - Ce nom évoque celui du genre voisin *Nectophrynoides*, ainsi que la répartition géographique de l'espèce-type, qui a été récoltée selon GRANDISON (1978) uniquement à haute altitude (3200 - 4000 m) dans la province de Balé en Ethiopie.

Genre **NIMBAPHRYNOIDES** nov.

Espèce-type. - *Nectophrynoides occidentalis* Angel, 1943.

Espèces incluses. - *Nimbaphrynoides liberiensis* (Xavier, 1979) ; *Nimbaphrynoides occidentalis* (Angel, 1943).

Diagnose et discussion. - Ce genre est le seul de l'ensemble *Nectophrynoides* s. l. qui possède une viviparité vraie (avec œufs pigmentés, peu nombreux et petits, et alimentation de l'embryon pendant tout son développement par du liquide intra-utérin), qui a fait l'objet d'importants travaux (voir LAMOTTE & LESCURE, 1977). Ce genre est manifestement le plus évolué de l'ensemble *Nectophrynoides* s. l. (GRANDISON, 1978, 1981 ; WAKE, 1980).

Etymologie du nom générique. - Ce nom évoque celui du genre voisin *Nectophrynoides*, ainsi que le nom des Monts Nimba, en Afrique occidentale, où vivent les deux espèces de ce genre (XAVIER, 1979).

Tribu **NECTOPHRYNINI** Laurent, 1942 (emend. nov.)

Genre-type. - *Nectophryne* Buchholz & Peters, 1875 (espèce-type par monotypie : *Nectophryne afra* Buchholz & Peters, 1875).

Genres inclus. - *Laurentophryne* Tihen, 1960 ; *Nectophryne* Buchholz & Peters, 1875 ; *Werneria* Poche, 1903 ; *Wolterstorffina* Mertens, 1939.

Diagnose et discussion. - Ce groupe correspond à la branche la plus évoluée de la "*Nectophryne* line", telle qu'elle est définie par GRANDISON (1981), qui se distingue de la branche la plus primitive par la combinaison suivante de caractères : (1) omosternum absent (sauf chez *Werneria*) ; (2) forme et insertion du muscle iliacus externus (pour plus de détails voir GRANDISON, 1978, 1981) ; (3) œufs dépigmentés.

Tribu **STEPHOPAEDINI** nov.

Genre-type. - *Stephopaedes* Channing, 1978 (espèce-type par désignation originale : *Bufo anotis* Boulenger, 1907).

Genres inclus. - *Mertensophryne* Tihen, 1960 ; *Schismaderma* Smith, 1849 ; *Stephopaedes* Channing, 1978.

Diagnose. - Les espèces de ce groupe se distinguent de tous les autres Bufonidae par la présence d'une structure particulière sur le dessus de la tête et le dos du têtard : soit, en arrière des yeux, une "collerette" en forme de fer-à-cheval à la concavité orientée vers l'avant du corps (*Schismaderma*), soit une "couronne" charnue proéminente délimitant une dépression au sein de laquelle se trouvent les yeux et les narines (*Mertensophryne* et *Stephopaedes*). De plus les têtards de ces deux derniers genres possèdent un rang continu de papilles bordant la partie inférieure du disque buccal, alors que les autres têtards libres de Bufonidae sont dépourvus de papilles dans cette zone ("mental gap").

Discussion. - Les genres *Mertensophryne* et *Stephopaedes* sont manifestement étroitement apparentés, sinon synonymes : leurs têtards possèdent la même "couronne" céphalique et des papilles dans la zone mentale du disque buccal. Selon CHANNING (1978) la "couronne" contient du tissu connectif spongieux et son côté interne montre un important réseau de capillaires sanguins. La fonction éventuelle de cette "couronne" a été discutée par CHANNING (1978), GRANDISON (1980 b) et GRANDISON & ASHE (1983). Selon ces derniers auteurs, celle-ci servirait simplement à "suspendre " le têtard sous la surface de l'eau (en formant un ménisque), là où l'eau est plus riche en oxygène dans les petits trous d'eau (à la base des arbres, dans des cavités sur des arbres morts, ou dans des coquilles vides d'Achatines) où ces espèces pondent leurs œufs ; sa richesse en capillaires permettrait de plus à la "couronne" de servir de surface respiratoire (CHANNING, 1978). GRANDISON (1980 b) et GRANDISON & ASHE (1983) ont souligné la ressemblance entre les têtards de *Mertensophryne micranotis* (Loveridge, 1925) et de *Stephopaedes anotis* (Boulenger, 1907), tout en signalant l'existence de différences significatives entre les deux espèces. Toutefois ni ces auteurs ni CHANNING (1978) n'ont comparé les adultes de *Mertensophryne* et de *Stephopaedes* et la validité des deux genres reste incertaine.

En ce qui concerne le têtard de *Schismaderma carens* (Smith, 1849), il a été décrit et figuré pour la première fois par POWER (1926). L'histologie de la "collerette" en fer-à-cheval située à l'arrière de la tête a été étudiée par CHARTER & MACMURRAY (1939) : il s'agit d'un simple repli de peau, comprenant des cellules épidermiques et dermiques, et riche en capillaires sanguins. Selon CHARTER & MACMURRAY (1939) cette "collerette" agit comme organe respiratoire auxiliaire, et elle est particulièrement développée aux derniers stades du développement larvaire (avant la métamorphose), ainsi que chez les têtards qui vivent en eau très stagnante et pauvre en oxygène : ceux-ci se tiennent en position horizontale à la surface de l'eau, leur "collerette" soulevant légèrement le film de la surface ou même s'élevant au-dessus de celle-ci. Il est clair que cette adaptation est voisine de celle de la "couronne" décrite plus haut, les deux structures étant en rapport avec l'approvisionnement du têtard en oxygène. Rien ne permet toutefois d'affirmer pour l'instant que les deux structures sont homologues, celles-ci n'ayant pas été comparées directement d'un point de vue histologique ou embryologique. Par ailleurs le têtard de *Schismaderma carens* décrit par POWER (1926) diffère sensiblement de ceux de *Mertensophryne* et de *Stephopaedes* mentionnés ci-dessus : il présente notamment une importante zone dépourvue de papilles au bord inférieur du disque buccal. Enfin les adultes de *Schismaderma, Mertensophryne* et *Stephopaedes* ne semblent jamais avoir été directement comparés.

GRANDISON (1980 b) a signalé la présence d'épines tout autour de l'anus du mâle de *Mertensophryne micranotis* au moment du pic de la spermatogenèse et de l'activité reproductrice. GRANDISON & ASHE (1983) ont montré que dans cette espèce la fécondation est interne, les épines jouant probablement un rôle dans l'accolement étroit des cloaques des animaux des deux sexes. Pour l'instant aucune structure semblable n'a été décrite chez *Stephopaedes* et *Schismaderma*.

GRANDISON (1981 : 208-209) a défini du point de vue morphologique et ostéologique un "*vertebralis* group" qui comprend tous les *Bufo* d'Afrique du sud et de l'est ayant des tubercules sous-articulaires doubles, les genres *Stephopaedes* et *Mertensophryne*, "and possibly also *Schismaderma*", et annoncé un article à venir sur ce groupe. S'il s'avérait que les genres *Mertensophryne*, *Stephopaedes* et *Schismaderma* consituent bien un groupe homophylétique issu du groupe de *Bufo vertebralis* et sans relations phylogénétiques directes avec les Tornieriobatini et les Nectophrynini, il serait nécessaire de les séparer de ces derniers dans la classification et d'élever la présente tribu au rang de sous-famille Stephopaedinae.

Famille **HYLIDAE** Rafinesque, 1815 (Gray, 1825) (Bonaparte, 1850)

Sous-famille **HEMIPHRACTINAE** Peters, 1862 (Gadow, 1901)

Discussion. - Nous suivons ici TRUEB (1974), SCANLAN, MAXSON & DUELLMAN (1980) et DUELLMAN & HOOGMOED (1984 : 32) pour réunir en une seule sous-famille les anciennes sous-familles des Hemiphractinae Peters, 1862 et des Amphignathodontinae Boulenger, 1882. Toutefois, en vertu de la règle de priorité, cette sous-famille doit porter le nom d'Hemiphractinae et non pas d'Amphignathodontinae, comme l'a reconnu DUELLMAN (in FROST, 1985 : 110).

Genre **GASTROTHECA** Fitzinger, 1843

Discussion. - Plusieurs remarquables travaux récents (DUELLMAN & FRITTS, 1972 ; DUELLMAN, 1974 a, 1974 b, 1980, 1983 a, 1983 b ; TRUEB & DUELLMAN, 1978 ; DEL PINO, 1980 ; DUELLMAN & PYLES, 1980 ; SCANLAN, MAXSON & DUELLMAN, 1980 ; DUELLMAN & MANESS, 1980 ; DEL PINO & ESCOBAR, 1981 ; WASSERSUG & DUELLMAN, 1984) sont venus améliorer notre connaissance de ce genre qui était encore fort médiocre il y a une vingtaine d'années. La révision du groupe à l'échelle spécifique est bien avancée, et on dispose maintenant d'une hypothèse quant à la place phylogénétique du groupe au sein des Hemiphractinae (WASSERSUG & DUELLMAN, 1984 : 33). Toutefois les données que l'on possède actuellement suggèrent fortement que ce genre est hétérogène et devrait être subdivisé en plusieurs sous-genres. En effet, s'il est vrai que toutes les espèces de ce groupe possèdent une poche incubatrice dorsale fermée dans laquelle les œufs sont introduits après la fécondation, il existe plusieurs types de poches incubatrices dorsales (DEL PINO, 1980), et surtout plusieurs types distincts de modes de développement au sein de ce groupe (DUELLMAN & MANESS, 1980 ; DEL PINO & ESCOBAR, 1981 ; WASSERSUG & DUELLMAN, 1984). La coupure la plus importante à cet égard est celle qui sépare les espèces qui donnent naissance à des têtards libres de celles ayant un développement direct. Comme le notent WASSERSUG & DUELLMAN (1984 : 35), "the behavioral / ecological boundary between *Gastrotheca* with tadpoles and those with direct development is quite abrupt", et à notre avis cette rupture doit être traduite dans la classification. Toutefois à cet égard ce groupe présente une situation fort inhabituelle, puisqu'un faisceau convergent d'arguments (voir notamment : DEL

PINO, 1980 ; SCANLAN, MAXSON & DUELLMAN, 1980 ; DEL PINO & ESCOBAR, 1981 ; WASSERSUG & DUELLMAN, 1984) vient étayer l'hypothèse selon laquelle, au sein de ce groupe, le développement direct serait primitif, tandis que ce serait de manière secondaire que certaines espèces andines de haute altitude auraient retrouvé un stade têtard libre. De plus, ces mêmes données amènent à la conclusion que le stade têtard libre est réapparu de manière indépendante plusieurs fois dans le groupe, au moins une fois dans le nord (Colombie, Equateur) et une fois dans le sud (Pérou, Bolivie, Argentine) de la chaîne andine.

La réapparition d'un stade têtard libre dans un groupe d'Anoures à développement direct s'explique si on admet que ce dernier était dû à un phénomène d'aneuchronie (voir DUBOIS, 1986 c), impliquant une "mise en sommeil" du programme génétique nécessaire au développement du têtard plutôt qu'une perte de celui-ci (DEL PINO & ESCOBAR, 1981 ; WASSERSUG & DUELLMAN, 1984). Le passage d'un type de développement à l'autre dépendrait alors de mutations portant sur les gènes de régulation et non pas sur les gènes de structure (voir par exemple à ce sujet : GOULD, 1977 ; RAFF & KAUFMAN, 1983 ; DUBOIS, 1982 a, 1983 a, 1985 b). Au sein de ce groupe, ce passage correspondrait donc à un phénomène, certes abrupt, mais par ailleurs au moins partiellement réversible. A la lumière des analyses et des propositions précises que nous avons présentées ailleurs (DUBOIS, 1982 a, 1985 b), une telle situation correspond typiquement à celle d'un genre comportant plusieurs sous-genres. Nous estimons que le genre *Gastrotheca* doit donc être subdivisé en plusieurs sous-genres, au moins trois et peut-être plus : nous donnons ci-dessous les diagnoses et contenus spécifiques des trois sous-genres que nous proposons de distinguer, dans l'état actuel des connaissances, au sein du genre *Gastrotheca*, ainsi que des groupes et sous-groupes d'espèces qui peuvent y être reconnus.

Sous-genre **OPISTHODELPHYS** Günther, 1859

Espèce-type. - *Notodelphys ovifera* Lichtenstein & Weinland, 1854, par monotypie sous *Notodelphys* Lichtenstein & Weinland, 1854 (nec Allman, 1847) (voir DUBOIS, 1984 d : 16).

Diagnose. - Ce sous-genre regroupe les espèces de *Gastrotheca* ayant un mode de développement direct, l'éclosion de l'œuf donnant directement naissance à une jeune rainette (sans stade têtard libre).

Discussion. - L'homophylétisme de ce groupe n'est pas encore démontré. Les divers travaux cités ci-dessus permettent de subdiviser celui-ci en trois groupes d'espèces, dont l'un comporte à son tour trois sous-groupes d'espèces.

Groupe de Gastrotheca (Opisthodelphys) ovifera (Lichtenstein & Weinland, 1854)

Diagnose. - Espèces de taille grande ou moyenne, avec des poches incubatrices habituellement de types primitifs (types II et III de DEL PINO, 1980, et type II modifié de DUELLMAN & MANESS, 1980) et une réduction modérée à très forte des structures buccales embryonnaires.

Discussion. - Ce groupe réunit les espèces extra-andines du genre *Gastrotheca*, vivant à basse altitude. Il peut être encore subdivisé, en fonction de la morphologie de la poche incubatrice (DEL PINO, 1980 ; DUELLMAN & MANESS, 1980) et de la morphologie buccale des embryons (WASSERSUG & DUELLMAN, 1984) en trois sous-groupes, considérés sans discussion comme de groupes d'espèces par DUELLMAN (in FROST, 1985).

***Sous-groupe de* Gastrotheca (Opisthodelphys) ovifera** (Lichtenstein & Weinland, 1854)

Espèces incluses. - *Gastrotheca (Opisthodelphys) fissipes* (Boulenger, 1888) ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) medemi* Cochran & Goin, 1970 ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) nicefori* Gaige, 1933 ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) ovifera* (Lichtenstein & Weinland, 1854) ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) testudinea* (Jiménez de la Espada, 1871) ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) weinlandii* (Steindachner, 1892) ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) yacambuensis* Yuztis, 1976.

Diagnose. - Poche incubatrice de types II et III (DEL PINO, 1980), à l'exception de *G. medemi,* chez laquelle elle serait de type V ou VI (DEL PINO & ESCOBAR, 1981) ; embryons caractérisés par une réduction modérée des structures buccales, dépourvus de becs et de denticules cornés (WASSERSUG & DUELLMAN, 1984).

Répartition. - Brésil, Colombie, Equateur, Panama, Pérou, Vénézuéla.

***Sous-groupe de* Gastrotheca (Opisthodelphys) cornuta** (Boulenger, 1898)

Espèces incluses. - *Gastrotheca (Opisthodelphys) angustifrons* (Boulenger, 1898) ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) bufona* Cochran & Goin, 1970 ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) cornuta* (Boulenger, 1898) ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) dendronastes* Duellman, 1983.

Diagnose. - Poche incubatrice de type II (DEL PINO, 1980 ; DEL PINO & ESCOBAR, 1981) ; embryons caractérisés par une réduction importante des structures buccales, dépourvus de becs et de denticules cornés ainsi que de branchies filamenteuses (WASSERSUG & DUELLMAN, 1984).

Répartition. - Colombie, Equateur, Panama.

***Sous-groupe de* Gastrotheca (Opisthodelphys) longipes** (Boulenger, 1882)

Espèces incluses. - *Gastrotheca (Opisthodelphys) andaquiensis* Ruíz & Hernández, 1976 ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) ernestoi* Miranda-Ribeiro, 1920 ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) helenae* Dunn, 1944 ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) humbertoi* Lutz, 1977 ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) longipes* (Boulenger, 1882) ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) microdiscus* (Andersson, 1910) ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) viridis* Lutz & Lutz, 1939 ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) walkeri* Duellman, 1980 ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) williamsoni* Gaige, 1922.

Diagnose. - Poche incubatrice de type II modifié (DUELLMAN & MANESS, 1980), à l'exception de *G. ernestoi,* chez laquelle elle serait de type V (DEL PINO, 1980) ; embryons caractérisés par une réduction très importante des structures buccales, dépourvus de becs et de denticules cornés, de branchies filamenteuses ainsi que de projections et de papilles buccales (WASSERSUG & DUELLMAN, 1984).

Répartition. - Brésil, Colombie, Equateur, Pérou, Vénézuéla.

***Groupe de* Gastrotheca (Opisthodelphys) griswoldi** Shreve, 1941

Espèces incluses. - *Gastrotheca (Opisthodelphys) christiani* Laurent, 1967 ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) excubitor* Duellman & Fritts, 1972 ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) galeata* Trueb & Duellman, 1978 ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) griswoldi* Shreve, 1941 ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) ochoai* Duellman & Fritts, 1972.

Diagnose. - Espèces de petite taille, avec une fontanelle fronto-pariétale (DUELLMAN & FRITTS, 1972), des poches incubatrices de types III et IV (DEL PINO, 1980) et des embryons ayant une faible réduction des structures buccales (WASSERSUG & DUELLMAN, 1984).

Discussion. - Ce groupe réunit les espèces vivant en altitude dans la partie méridionale des Andes (Pérou et Argentine) et ayant un développement direct. Il correspond à une partie du groupe de *Gastrotheca marsupiata* au sens de DUELLMAN & FRITTS (1972), excluant les espèces à têtards libres de ce groupe qui sont placées ci-dessous dans un sous-genre distinct.

***Groupe de* Gastrotheca (Opisthodelphys) plumbea** (Boulenger, 1882)

Espèces incluses. - Gastrotheca (Opisthodelphys) orophylax Duellman & Pyles, 1980 ; *Gastrotheca (Opisthodelphys) plumbea* (Boulenger, 1882).

Diagnose. - Espèces de taille moyenne, dépourvues de fontanelle fronto-pariétale (DUELLMAN & FRITTS, 1972), avec des poches incubatrices de type V (DEL PINO, 1980) et des embryons ayant une faible réduction des structures buccales (WASSERSUG & DUELLMAN, 1984).

Discussion. - Ce groupe réunit les espèces vivant en altitude dans la partie septentrionale des Andes (Equateur) et ayant un développement direct. Il correspond à une partie du groupe de *Gastrotheca plumbea* au sens de DUELLMAN (1974 a), excluant les espèces à têtards libres de ce groupe qui sont placées ci-dessous dans un sous-genre distinct.

Sous-genre **GASTROTHECA** Fitzinger, 1843

Espèce-type. - Hyla marsupiata Duméril & Bibron, 1841, par désignation originale.

Espèces incluses. - Gastrotheca (Gastrotheca) chrysosticta Laurent, 1976 ; *Gastrotheca (Gastrotheca) gracilis* Laurent, 1969 ; *Gastrotheca (Gastrotheca) marsupiata* (Duméril & Bibron, 1841) ; *Gastrotheca (Gastrotheca) peruana* (Boulenger, 1900).

Diagnose. - Espèces de petite taille, avec une fontanelle fronto-pariétale (DUELLMAN & FRITTS, 1972), des poches incubatrices de types V et VI (DEL PINO, 1980) et donnant naissance à l'éclosion à des têtards au stade 33 de GOSNER (1960) environ, dont le développement est lent (DUELLMAN & MANESS, 1980 ; WASSERSUG & DUELLMAN, 1984).

Discussion. - Ce sous-genre réunit les espèces de *Gastrotheca* vivant dans la partie méridionale des Andes (Pérou, Bolivie et Argentine) et ayant un stade têtard libre. Il correspond à une partie du groupe de *Gastrotheca marsupiata* au sens de DUELLMAN & FRITTS (1972), excluant les espèces à développement direct de ce groupe, qui sont placées ci-dessus dans le groupe de *Gastrotheca (Opisthodelphys) griswoldi,* dont le présent sous-genre est très probablement issu (voir les divers travaux cités plus haut).

Sous-genre **DUELLMANIA** nov.

Espèce-type. - Hyla argenteovirens Boettger, 1892.

Diagnose. - Espèces de taille moyenne, dépourvues de fontanelle fronto-pariétale (DUELLMAN & FRITTS, 1972), avec des poches incubatrices de types V et VI (DEL PINO, 1980 ; DEL PINO & ESCOBAR, 1981) et donnant naissance à l'éclosion à des têtards libres (DUELLMAN & MANESS, 1980).

Discussion. - Ce sous-genre réunit les espèces de *Gastrotheca* vivant dans la partie septentrionale des Andes (Colombie, Equateur, Pérou) et ayant un stade têtard libre. Il correspond à une partie du groupe de *Gastrotheca argenteovirens* au sens de DUELLMAN & FRITTS (1972), excluant les espèces à développement direct de ce groupe, qui sont placées ci-dessus dans le groupe de *Gastrotheca (Opisthodelphys) plumbea*, dont le présent sous-genre est très probablement issu (voir les divers travaux cités plus haut). Ce sous-genre s'avère de plus hétérogène du point de vue morphologique (DUELLMAN, 1974 a) et peut être subdivisé en deux groupes d'espèces.

Etymologie du nom subgénérique. - Ce sous-genre est dédié à William E. DUELLMAN (Lawrence), à qui nous devons des progrès remarquables dans la connaissance non seulement du genre *Gastrotheca* mais encore de nombreux autres groupes d'Amphibiens. Notons que c'est une espèce de ce sous-genre, *G. aureomaculata*, qui est illustrée sur la couverture du livre récemment paru de DUELLMAN & TRUEB (1985).

Groupe de **Gastrotheca (Duellmania) argenteovirens** (Boettger, 1892)

Espèces incluses. - *Gastrotheca (Duellmania) argenteovirens* (Boettger, 1892) ; *Gastrotheca (Duellmania) aureomaculata* Cochran & Goin, 1970.

Diagnose. - Voir la diagnose du groupe de *Gastrotheca argenteovirens* dans DUELLMAN (1974 a : 3). Chez *Gastrotheca argenteovirens*, le têtard éclôt à un stade avancé du développement (stade 40 selon DUELLMAN & MANESS, 1980 ; stade 37 selon WASSERSUG & DUELLMAN, 1984), et le développement larvaire est très rapide (quelques semaines jusqu'à la métamorphose).

Discussion. - Ce groupe réunit les espèces à stade têtard libre du groupe de *Gastrotheca argenteovirens* au sens de DUELLMAN (1974 a), qui vivent en altitude dans les Andes de Colombie.

Groupe de **Gastrotheca (Duellmania) riobambae** (Fowler, 1913)

Espèces incluses. - *Gastrotheca (Duellmania) cavia* Duellman, 1974 ; *Gastrotheca (Duellmania) lojana* Parker, 1932 ; *Gastrotheca (Duellmania) monticola* Barbour & Noble, 1920 ; *Gastrotheca (Duellmania) psychrophila* Duellman, 1974 ; *Gastrotheca (Duellmania) riobambae* (Fowler, 1913).

Diagnose. - Voir la diagnose du groupe de *Gastrotheca plumbea* dans DUELLMAN (1974 a : 3). Les têtards de ce groupe éclosent au stade 33 de GOSNER (1960) environ (DUELLMAN & MANESS, 1980 ; WASSERSUG & DUELLMAN, 1984). Leur développement est très lent, et peut durer environ 1 an jusqu'à la métamorphose (DUELLMAN & MANESS, 1980).

Discussion. - Ce groupe réunit les espèces à stade têtard libre du groupe de *Gastrotheca plumbea* au sens de DUELLMAN (1974 a), qui vivent en altitude dans les Andes de l'Equateur, du sud de la Colombie et du nord du Pérou.

Superfamille **RANOIDEA** Rafinesque-Schmaltz, 1814 (Gray, 1825) (Fitzinger, 1826) (Bolkay, 1919)

Discussion. - La réunion en une seule superfamille Ranoidea des anciennes superfamilles Ranoidea et Microhyloidea, que nous avons récemment proposée (DUBOIS, 1985 a), nous amène ici à reconsidérer le rang de certains des taxons du groupe-famille de cet ensemble.

En effet, la classification à laquelle nous aboutissions alors était fortement déséquilibrée, avec d'une part une famille des Microhylidae très diversifiée morphologiquement et écologiquement, comportant huit sous-familles, et d'autre part quatre familles, Ranidae, Rhacophoridae, Arthroleptidae et Hyperoliidae, bien moins diversifiées, et en partie fondées sur des critères écologiques (voir DUBOIS, 1981 b). De plus, ces derniers critères n'ont qu'une valeur relative : s'il est vrai que la spécialisation morphologique fondamentale des Rhacophoridae et des Hyperoliidae (la présence de ventouses et de cartilages ou os supplémentaires aux doigts et aux orteils) est fondamentalement associée à un comportement arboricole, il existe néanmoins dans ces deux groupes des espèces non-arboricoles, et, à l'inverse, des espèces arboricoles parmi les Ranidae s. str. Alors que des critères relativement précis et fiables peuvent être proposés pour définir les genres (DUBOIS, 1981 c, 1982 a, 1983 a, 1985 b), il n'en est pas de même pour l'instant pour les taxons du groupe-famille, et il est indiqué dans ce cas de faire appel à la notion d'"équilibre" de la classification. Ceci nous amène à suivre LAURENT (1980, 1984) pour réunir dans une même famille, d'une part les Ranidae et les Rhacophoridae, et d'autre part les Arthroleptidae et les Hyperoliidae. Les taxons que nous avions reconnus antérieurement (DUBOIS, 1981 b, 1983 b, 1984 d, 1985 a) restent inchangés, à l'exception des modifications proposées ci-dessous, mais les rangs de certains d'entre eux sont modifiés. La classification de la superfamille Ranoidea qui en résulte est la suivante :

(1) Famille Microhylidae (Fitzinger, 1843) Günther, 1858 (Noble, 1931) (Parker, 1934) :
- (a) Sous-famille Dyscophinae Boulenger, 1882 (Gadow, 1901).
- (b) Sous-famille Cophylinae Cope, 1889 (Parker, 1934).
- (c) Sous-famille Genyophryninae Boulenger, 1890 (Gadow, 1901).
- (d) Sous-famille Asterophryinae Günther, 1858 (Fejérváry, 1923).
- (e) Sous-famille Microhylinae (Fitzinger, 1843) Günther, 1858 (Noble, 1931).
- (f) Sous-famille Phrynomerinae Noble, 1931.
- (g) Sous-famille Brevicipitinae Bonaparte, 1850 (Van Kampen, 1923).
- (h) Sous-famille Melanobatrachinae Noble, 1931.

(2) Famille Scaphiophrynidae Laurent, 1946 (Kuhn, 1967).

(3) Famille Arthroleptidae Mivart, 1869 (Laurent, 1972) :
- (a) Sous-famille Astylosterninae Noble, 1927.
- (b) Sous-famille Arthroleptinae Mivart, 1869 (Noble, 1931).
- (c) Sous-famille Hyperoliinae Laurent, 1943 :
  - * Tribu Leptopelini Laurent, 1972.
  - * Tribu Kassinini Laurent, 1972.
  - * Tribu Hyperoliini Laurent, 1943 (Laurent, 1972).

(4) Famille Ranidae Rafinesque-Schmaltz, 1814 (Gray, 1825) (Boie, 1828) :
- (a) Sous-famille Raninae Rafinesque-Schmaltz, 1814 (Gray, 1825) (Boulenger, 1888) :
  - * Tribus : voir ci-dessous.
- (b) Sous-famille Phrynobatrachinae (Hoffmann, 1878) Laurent, 1940.
- (c) Sous-famille Mantellinae Laurent, 1946.
- (d) Sous-famille Rhacophorinae (Günther, 1858) Hoffman, 1932 (Laurent, 1943) :
  - * Tribus : voir ci-dessous.

(5) Famille Hemisidae Cope, 1867.

Famille **ARTHROLEPTIDAE** Mivart, 1869 (Laurent, 1972)
Sous-famille **HYPEROLIINAE** Laurent, 1943
Tribu **KASSININI** Laurent, 1972

Discussion. - Ce groupe fort intéressant de rainettes africaines a fait l'objet de travaux abondants et de propositions taxinomiques diverses et souvent contradictoires. Si l'on met à part le genre *Afrixalus*, dont l'appartenance à ce groupe, soutenue de manière fort convaincante par LAURENT (1972, 1980, 1984, 1986), est mise en doute par DREWES (1984), il subsiste une vingtaine d'espèces, pour lesquelles ont été proposés pas moins de 13 noms génériques distincts (voir DUBOIS, 1981 b ; ANONYME, 1985 b ; DREWES, 1985).

La dernière analyse et les dernières propositions taxinomiques concernant ce groupe sont dues à DREWES (1984, 1985), qui propose de désigner ces espèces du terme général de "kassinoïdes" (sans attribuer à ce groupe le statut formel de tribu ou de sous-famille), et répartit celles-ci en cinq genres : *Kassina* Girard, 1853 (11 espèces) ; *Notokassina* Drewes, 1985 (1 espèce) ; *Tornierella* Ahl, 1924 (2 espèces) ; *Kassinula* Laurent, 1940 (1 espèce) ; *Phlyctimantis* Laurent & Combaz, 1950 (3 espèces). DREWES (1984, 1985), qui adopte la conception cladiste de la classification zoologique, fonde ces décisions sur l'arbre phylogénétique qu'il a construit pour ce groupe (DREWES, 1984 : 41, 1985 : 187), selon lequel *Phlyctimantis* serait le groupe-frère de tous les kassinoïdes, puis, parmi ces derniers, *Kassina* le groupe-frère des trois autres genres, et *Notokassina* le groupe-frère du groupe *Kassinula-Tornierella*. Ces propositions appellent plusieurs remarques.

Tout d'abord, d'un point de vue simplement nomenclatural, l'utilisation du nom générique *Tornierella* pour les espèces *Rothschildia kounhiensis* Mocquard, 1905 et *Cassina obscura* Boulenger, 1895, proposée par DREWES & ROTH (1981) et adoptée par DREWES (1984, 1985), TANDY & DREWES (1985) et LAURENT (in FROST, 1985), n'est pas correcte. En effet, comme l'a montré DUBOIS (1981 b : 261), quatre noms génériques sont disponibles pour ces deux espèces : *Rothschildia* Mocquard, 1905 ; *Paracassina* Peracca, 1907 ; *Tornierella* Ahl, 1924 ; *Mocquardia* Ahl, 1937. Le premier de ces noms étant préoccupé, c'est *Paracassina* qui a la priorité, et si ces deux espèces devaient être placées dans un genre à part, elles devraient être dénommées *Paracassina kounhiensis* (Mocquard, 1905) et *Paracassina obscura* (Boulenger, 1895). Il est vrai que PARKER (1930 : 5) estimait que les spécimens identifiés par PERACCA (1907) comme *Cassina obscura*, et sur lesquels cet auteur s'était fondé pour nommer son genre *Paracassina*, appartenaient en fait à l'espèce *Kassina senegalensis* (Duméril & Bibron, 1841). Toutefois, d'un point de vue nomenclatural, l'espèce-type de *Paracassina* est *Cassina obscura* par monotypie et seule une action de la Commission internationale de Nomenclature zoologique, s'appuyant sur l'Art. 70 (b) du *Code*, permettrait d'invalider cette désignation d'espèce-type. Une telle action devrait certainement être envisagée s'il était absolument nécessaire de protéger le nom *Tornierella*. Toutefois ce dernier nom n'ayant été que très peu employé (5 fois depuis sa résurrection en 1981), une telle action n'est nullement indiquée et le nom *Tornierella* doit être rejeté en faveur de *Paracassina*.

Il en va de même pour le nom récent *Notokassina* Drewes, 1985, qui est un strict synonyme de *Semnodactylus* Hoffman, 1939. Ce dernier nom fut proposé pour l'espèce *Semnodactylus thabanchuensis* Hoffman, 1939, qui s'avère selon POYNTON (1964 : 178-179) synonyme de *Cassina wealii* Boulenger, 1882, espèce-type de *Notokassina*. Si cette dernière espèce devait être placée dans un genre à part, elle devrait donc être dénommée *Semnodactylus wealii* (Boulenger, 1882).

Considérons maintenant les propositions de DREWES (1984, 1985) d'un point de vue taxinomique. Comme l'explique cet auteur, ces propositions sont fondées sur l'adoption de la conception cladiste, hennigienne, de la classification, qui impliquent notamment le démantèlement automatique de tous les groupes paraphylétiques. Les conséquences de ce choix sont illustrées de manière particulièrement claire dans le cas de l'espèce *Cassina wealii*, au sujet de laquelle DREWES (1984 : 40-41) écrit : "Inclusion of this species in *Kassina* renders the latter taxon paraphyletic. I do not consider the character states separating *K. wealei* to be of high weight, yet many of those that characterize the *Tornierella/Kassinula* lineage and the rest of the kassinoids are important, and they are not shared by *K. wealei*. (...) Having adopted the principles and conditions of phylogenetic systematics (Hennig 1966) for the analysis of this group, I am bound to accept that *K. wealei* is a separate taxon of generic rank, especially as I feel secure in the status of other genera in its lineage (*Tornierella* and *Kassinula*)." A l'issue d'un travail plus approfondi sur cette espèce, DREWES (1985 : 190) écrit : "The demonstrated differences between *K. wealei* and the other kassinoids do not appear to be correlated with a major adaptive shift (Inger 1958). Nevertheless, the evidence suggests that *K. wealei* is more closely related to *Kassinula* and *Tornierella* than it is to members of the genus *Kassina*. (...) I predict that subsequent, more detailed studies on this species will reveal further differences. The evidence provided here suggests that this kassinoid species deserves separate generic recognition."

Le concept de genre qui se dégage de ces remarques est extrêmement éloigné de celui que nous avons pour notre part préconisé. Si un tel concept du genre venait à être adopté par tous les batrachologues, le nombre de genres d'Amphibiens du monde devrait être considérablement augmenté, pour aboutir à la reconnaissance d'un grand nombre de genres de petite taille, souvent monotypiques ou presque : le nom générique n'apporterait alors quasiment plus d'information supplémentaire par rapport au nom spécifique. Pour une critique plus détaillée et approfondie de cette conception du genre, on se rapportera à nos travaux antérieurs (DUBOIS, 1981 c, 1982 a, 1983 a, 1985 b).

Les travaux de DREWES ont indéniablement apporté des informations fort intéressantes sur la phylogénie des Kassinini, mais nous n'acceptons pas les propositions taxinomiques de cet auteur. Nous estimons pour notre part qu'au sein d'un groupe homophylétique comme celui-ci, le statut générique ne devrait être attribué à certaines lignées que lorsque celles-ci manifestent une divergence morphologique et écologique marquée par rapport aux autres lignées du même groupe, et sont séparées de celles-là par un véritable fossé. Au contraire, quand on observe simplement un continuum, en termes morphologiques et écologiques, l'ensemble des espèces devraient être maintenues dans le même genre, éventuellement subdivisé en sous-genres et groupes d'espèces.

C'est manifestement ce deuxième cas qui est représenté dans le groupe des "kassinoid genera" étudié par DREWES. Il est vrai que plusieurs spécialisations morphologiques et écologiques se sont fait jour au sein de ce groupe, mais celles-ci sont réparties en mosaïque dans celui-ci et ne permettent pas de reconnaître des taxons génériques tranchés, séparés par des fossés. Si l'on considère la morphologie, on peut distinguer les espèces à orteils distinctement palmés, à disques digitaux largement développés ("*Phlyctimantis*") ou peu développés ("*Hylambates*"), et les espèces à orteils non ou à peine palmés, et disques digitaux très réduits ou absents ("*Kassina*") (LAURENT, 1986). Si l'on considère le régime alimentaire, les deux espèces rapportées par DREWES & ROTH (1981) au genre "*Tornierella*" sem-

blent spécialisées dans la prédation sélective des Mollusques Gastéropodes terrestres, et ces espèces manifestent des particularités morphologiques, et peut-être aussi comportementales, liées à cette spécialisation ; toutefois le comportement alimentaire des espèces voisines n'a pas fait l'objet d'une étude comparative et il n'est nullement certain qu'un fossé absolu sépare les autres Kassinini de "*Tornierella*" à cet égard. En ce qui concerne les zones écologiques d'habitat des espèces de ce groupe, on peut distinguer les espèces forestières, comme *Kassina cochranae, Kassina arboricola* et *Kassina lamottei*, et les autres *Kassina*, qui sont toutes des espèces de savanes (PERRET, 1985) : ces groupes ne correspondent pas à ceux mis en évidence par l'analyse phylogénétique (DREWES, 1985). Il en va de même pour les groupes qui se dégagent de l'analyse des chants des mâles, à l'issue de laquelle TANDY & DREWES (1985 : 195) écrivent : "The 'kassinoid' genera *Kassina, Kassinula, Phyctimantis* and *Tornierella* are closely allied on the basis of adult and larval morphology and aspects of reproductive biology (Drewes 1984). This is further supported by the considerable similarity of the mating calls of the majority of the species."

En conséquence, nous estimons que les cinq genres "kassinoïdes" reconnus par DREWES (1984, 1985) doivent être réunis en un seul genre pour lequel le nom *Kassina* Girard, 1853 a maintenant la priorité (voir ANONYME, 1985 b).

Par ailleurs, comme nous l'avions déjà suggéré (DUBOIS, 1981 b), il peut être utile de reconnaître plusieurs sous-genres dans ce genre assez diversifié. Dans l'état actuel des connaissances, nous proposons l'arrangement systématique suivant, susceptible de modifications ultérieures, pour ce groupe :

Genre **KASSINA** Girard, 1853
Sous-genre **KASSINA** Girard, 1853

Espèce-type. - *Cystignathus senegalensis* Duméril & Bibron, 1841, par monotypie.

Synonymes. - *Eremiophilus* Fitzinger, 1843 ; *Hylambates* Duméril, 1853 ; *Cassina* Cope, 1864 ; *Cassiniopsis* Monard, 1937 ; *Semnodactylus* Hoffman, 1939 ; *Kassinula* Laurent, 1940 ; *Notokassina* Drewes, 1985.

Espèces incluses. - *Kassina (Kassina) arboricola* Perret, 1985 ; *Kassina (Kassina) cassinoides* (Boulenger, 1903) ; *Kassina (Kassina) cochranae* (Loveridge, 1941) ; *Kassina (Kassina) decorata* (Angel, 1940) ; *Kassina (Kassina) fusca* Schiøtz, 1967 ; *Kassina (Kassina) kuvangensis* (Monard, 1937) ; *Kassina (Kassina) lamottei* Schiøtz, 1967 ; *Kassina (Kassina) maculata* (Duméril, 1853) ; *Kassina (Kassina) maculosa* Sternfeld, 1917 ; *Kassina (Kassina) mertensi* Laurent, 1952 ; *Kassina (Kassina) parkeri* (Scortecci, 1932) ; *Kassina (Kassina) senegalensis* (Duméril & Bibron, 1841) ; *Kassina (Kassina) wealii* (Boulenger, 1882) ; *Kassina (Kassina) wittei* (Laurent, 1940).

Discussion. - Ce sous-genre reste assez diversifié morphologiquement et écologiquement. Nous y incluons les "genres" *Hylambates* (reconnu par LAURENT, 1986) et *Kassinula* et "*Notokassina*" (reconnus par DREWES, 1984, 1985), qui ne semblent pas suffisamment divergents de *Kassina* s. str. pour pouvoir même être considérés comme des sous-genres à part. En revanche nous reconnaissons provisoirement *Paracassina* comme un sous-genre distinct, en raison de la spécialisation de son régime (et peut-être de son comportement) alimentaire. Certes, ce faisant nous rendons le sous-genre *Kassina* paraphylétique, mais cela ne constitue nullement à nos yeux une raison pour le démanteler (voir ci-dessus).

Sous-genre **PARACASSINA** Peracca, 1907

Espèce-type. - *Cassina obscura* Boulenger, 1895, par monotypie.

Synonymes. - *Rothschildia* Mocquard, 1905 ; *Tornierella* Ahl, 1924 ; *Mocquardia* Ahl, 1931.

Espèces incluses. - *Kassina (Paracassina) kounhiensis* (Mocquard, 1905) ; *Kassina (Paracassina) obscura* (Boulenger, 1882).

Discussion. - Les espèces de ce sous-genre se distinguent de celles du sous-genre nominatif par plusieurs spécialisations anatomiques et par leur régime alimentaire particulier, composé principalement de Gastéropodes terrestres (voir DREWES & ROTH, 1981). Il est possible aussi qu'elles présentent un comportement de prédation particulier (DREWES & ROTH, 1981 : 285). Il n'est toutefois pas certain que ce type de régime et de comportement alimentaires ne soient pas présents, au moins sous la forme d'une tendance, chez d'autres espèces de *Kassina*, ce qui pourrait amener par la suite à réunir les deux sous-genres. Notons qu'une espèce de la tribu des Leptopelini, *Leptopelis brevirostris* (Werner, 1898), a également un régime alimentaire spécialisé, ne comportant que des Mollusques (PERRET, 1966 : 426).

Sous-genre **PHLYCTIMANTIS** Laurent & Combaz, 1950

Espèce-type. - *Hylambates leonardi* Boulenger, 1906, par désignation originale.

Espèces incluses. - *Kassina (Phlyctimantis) keithae* (Schiøtz, 1975) ; *Kassina (Phlyctimantis) leonardi* (Boulenger, 1906) ; *Kassina (Phlyctimantis) verrucosa* (Boulenger, 1912).

Discussion. - Ce groupe est bien caractérisé morphologiquement (DREWES, 1984) et écologiquement (LAURENT, 1986), et mérite certainement le statut subgénérique.

Famille **RANIDAE** Rafinesque-Schmaltz, 1814 (Gray, 1825) (Boie, 1828)

Sous-famille **RANINAE** Rafinesque-Schmaltz, 1814 (Gray, 1825) (Boulenger, 1888)

Discussion. - Avec 456 espèces reconnues, dont 272 dans le seul genre *Rana* (FROST, 1985), la sous-famille des Raninae constitue l'un des plus vastes taxons supragénériques et subfamiliaux d'Amphibiens (seuls les Telmatobiinae, avec 579 espèces reconnues, en comportent plus). Il est donc normal que, depuis longtemps, divers auteurs aient tenté de la subdiviser, et plus particulièrement de démanteler le genre *Rana*. Cependant, comme nous y avons insisté déjà à plusieurs reprises (par exemple : DUBOIS, 1975, 1981 b, 1984 a), une telle opération est difficile parce que la sous-famille possède une répartition géographique très étendue et que les travaux de révision partielle, menés sur une base géographique locale, risquent d'aboutir à des conclusions erronées. C'est ainsi que la tendance qui s'est manifestée parmi les spécialistes d'Amphibiens d'Afrique à élever systématiquement au rang générique tous les sous-genres ou même simples groupes d'espèces autrefois reconnus par BOULENGER (1918 b, 1920) au sein de son genre *Rana* s.l., si elle est compréhensible, devient bien moins justifiée quand on prend en considération les nombreux Raninae du sud-est asiatique (DUBOIS, 1975, 1981 b).

Nous avons déjà à plusieurs reprises (DUBOIS, 1975, 1981 b) eu l'occasion de critiquer la création par NOBLE (1931) d'une sous-famille des Cornuferinae, distincte des Raninae et regroupant en fait tous les Raninae pourvus de ventouses à l'extrémité des doigts et orteils, car nous estimons que ce groupe est polyphylétique, et nous avons alors proposé de réunir les Raninae et les Cornuferinae de NOBLE (1931) en une seule sous-famille des

Raninae. Tout en nous suivant partiellement, puisqu'il reconnaît une seule sous-famille Raninae pour cet ensemble, LAURENT (1986) a répété l'erreur de NOBLE (1931) à un niveau inférieur de la classification, en admettant deux tribus distinctes, Ranini et Platymantini, au sein de cette sous-famille.

Pour sa part, CLARKE (1981), à l'issue de son intéressant travail sur les Raninae africains, a suggéré que ceux-ci pouvaient être subdivisés en trois groupes phylogénétiques distincts, comportant pour certains des sous-groupes, et comprenant les taxons suivants : (1) (a) *Pyxicephalus, Aubria* ; (b) *"Euphlyctis", Conraua* ; (2) *Tomopterna* ; (3) (a) *Rana, Hylarana, Strongylopus* ; (b) *Ptychadena, Lanzarana, Hildebrandtia*. Pour plus de simplicité, nous désignerons ci-dessous ces trois groupes des noms de "lignée *Euphlyctis*", "lignée *Tomopterna*" et "lignée *Rana* s. str.".

Bien que l'analyse de cet auteur ne porte que sur les formes africaines de la sous-famille, elle donne, combinée avec les informations qui figurent dans les nombreux travaux cités ailleurs (voir DUBOIS, 1981 b), et particulièrement dans ceux de BOULENGER (1918 b, 1920), ainsi que dans plusieurs publications plus récentes (CLARKE, 1983 ; DUBOIS, 1983 c, 1984 e, 1986 a ; INGER et al., 1984 ; INGER, 1985), des éléments précieux qui permettent d'envisager de manière nouvelle les relations phylogénétiques au sein de la sous-famille et de proposer un nouvel arrangement systématique de celle-ci. Dans ce qui suit, nous présentons brièvement cet arrangement, où cette sous-famille est divisée en six tribus, correspondant à notre avis à autant de groupes homophylétiques séparés par des fossés morphologiques.

La subdivision des Raninae en six tribus correspondant à des lignées phylogénétiques distinctes était impossible sans démanteler également le genre *Rana* s.l., dont l'hétérogénéité était connue depuis longtemps. Pour ce faire, nous avons tenté de travailler à l'échelle de ce groupe dans son ensemble, et non pas sur une base géographique étroite. Nous espérons que nos propositions stimuleront des recherches ultérieures plus approfondies sur ces groupes et permettront de guider les indispensables travaux de révision à venir.

Nous précisons ci-dessous les contenus des six tribus que nous proposons de reconnaître dans les Raninae, et donnons quelques nouvelles informations sur divers taxons de rang générique ou spécifique de cette sous-famille.

Tribu **RANINI** Rafinesque-Schmaltz, 1814 (Gray, 1825) (Bonaparte, 1839) (Dubois, 1981)

Genre-type. - *Rana* Linné, 1758 (espèce-type par désignation subséquente de FITZINGER, 1843 : *Rana temporaria* Linné, 1758).

Genres inclus. - *Altirana* Stejneger, 1927 ; *Amolops* Cope, 1865 , *Batrachylodes* Boulenger, 1887 ; *Micrixalus* Boulenger, 1888 ; *Nanorana* Günther, 1896 ; *Rana* Linné, 1758 (5 sous-genres) ; *Staurois* Cope, 1865.

Diagnose et discussion. - Cette tribu correspond au sous-groupe de la "lignée *Rana* s. str." comportant *Rana, Hylarana* et *Strongylopus* défini et décrit par CLARKE (1981) parmi les Raninae africains, auxquels sont adjoints les groupes asiatiques qui en sont manifestement voisins. Les espèces de ce groupe ont une ceinture scapulaire firmisterne laxizone (voir DECKERT, 1938) ; de plus, la plupart d'entre elles possèdent un omosternum peu ou pas fourchu à la base et des nasaux réduits, séparés l'un de l'autre.

Le genre *Batrachylodes* des îles Salomon, généralement placé auprès du genre *Platymantis* (voir p. ex. NOBLE, 1931), est ici réuni aux Ranini sur la foi de BROWN (1952), qui a montré que son stylet omosternal n'est pas fourchu à la base, et suggéré qu'il pourrait être dérivé d'un "hylaranid stock".

La tribu des Ranini ici définie ne correspond que très partiellement à celle reconnue sous le même nom récemment par LAURENT (1986, in DUBOIS, 1981 b) : cet auteur en donne une diagnose (extrémités digitales non ou modérément dilatées, non entourées d'un sillon horizontal ; phalanges terminales généralement simples ou crochues, rarement en forme de T) qui en exclut notamment *Hylarana, Amolops, Staurois* et *Micrixalus,* formes que nous considérons très étroitement apparentées à *Rana* et que nous maintenons pour notre part dans cette tribu ; en revanche d'autres formes, dépourvues de ventouses, placées par LAURENT dans ses Ranini, sont ici référées à d'autres tribus (voir ci-dessous).

Genre **RANA** Linné, 1758

Espèce-type. - *Rana temporaria* Linné, 1758, par désignation subséquente de FITZINGER (1843).

Sous-genres inclus. - *Hylarana* Tschudi, 1838 ; *Paa* Dubois, 1975 ; *Rana* Linné, 1758 ; *Strongylopus* Tschudi, 1838 ; et le nouveau sous-genre nommé ci-dessous.

Discussion. - CLARKE (1981) a montré que les trois lignées fondamentales de Raninae africains ne correspondent pas aux taxons génériques traditionnellement reconnus dans cette sous-famille, puisque les trois lignées comportent des formes classées en général dans *Rana* s. l. ainsi que des formes placées dans d'autres genres. Face à cela, deux attitudes taxinomiques logiques peuvent être adoptées : soit conserver au genre *Rana* son acception large, mais alors ce genre recouvre quasiment la totalité de la sous-famille ; soit démanteler ce genre en plusieurs genres, en tenant compte de la phylogénie supposée de la sous-famille.

En ce qui nous concerne, nous avons longtemps hésité à démanteler le genre *Rana* s. l., car nous n'étions pas convaincu que les discontinuités morphologiques et phylogénétiques mises en évidence entre les groupes de Raninae africains existaient de manière aussi nette parmi les groupes asiatiques. C'est ainsi que, sur la foi de BOULENGER (1920), nous croyions que l'espèce *Rana rufescens* du sud de l'Inde avait des caractères intermédiaires entre le groupe de *Rana limnocharis,* de la "lignée *Euphlyctis*", et le groupe de *Rana breviceps,* de la "lignée *Tomopterna*" (DUBOIS, 1983 c). Toutefois, ayant récemment pu récolter et étudier cette espèce, nous avons constaté qu'il n'en était rien, et que celle-ci appartient en fait au groupe de *Rana limnocharis* et ne ressemble aux *Tomopterna* que par convergence (DUBOIS, 1984 e). Il est certain que *Tomopterna,* maintenant que le groupe de *Rana rufescens* a été retiré de ce taxon, s'avère plus divergent de tous les autres sous-genres de *Rana* s. l. que ceux-ci entre eux, et c'est ce qui a incité certains auteurs (p. ex. CLARKE, 1981 ; FROST, 1985) à lui attribuer le statut de genre. Toutefois, si le canevas phylogénétique proposé par CLARKE (1981) est exact, et s'applique également aux formes asiatiques, il n'est pas possible de reconnaître un genre distinct *Tomopterna* d'une part, et de maintenir dans un même genre *Rana* les "lignées" "*Rana* s. str." et "*Euphlyctis*", comme le font CLARKE (1981) ou FROST (1985) : le genre *Rana* ainsi défini serait en effet polyphylétique. Il faut donc, soit maintenir *Tomopterna* dans *Rana* s. l., soit élever à la fois les "lignées" "*Tomopterna*" et "*Euphlyctis*" au rang générique. C'est cette dernière attitude que nous adoptons

ici, ce qui nous amène à retirer de nombreuses espèces du genre *Rana*, et corrélativement à élever plusieurs taxons, jusqu'ici considérés comme des sous-genres, au rang générique. En revanche, nous maintenons au rang de sous-genres de *Rana* s. l. cinq groupes qui ne sont apparemment pas séparés entre eux par des discontinuités nettes. La plupart de ces groupes sont encore mal connus, et ont instamment besoin de travaux de révision d'envergure au niveau spécifique.

Sous-genre **RANA** Linné, 1758

Discussion. - Ce sous-genre est le taxon de la sous-famille qui a la plus vaste répartition géographique (Eurasie, Afrique, Amérique). Malgré la relative homogénéité morphologique qu'il manifeste dans l'ensemble de cette aire, il est possible de le subdiviser en groupes naturels d'espèces. A cet égard le traitement réservé à ce sous-genre dans la liste de FROST (1985) n'est pas satisfaisant, étant fortement déséquilibré. En effet, alors que cette liste reconnaît huit groupes distincts d'espèces en Amérique, dont quatre (*areolata, berlandieri, montezumae, pipiens*) réunis en un "*Rana pipiens* complex" et quatre autres (*boylii, catesbeiana, palmipes, tarahumarae*) isolés, les espèces du reste du monde font l'objet de bien moins d'attention : certaines espèces d'Eurasie sont réunies dans deux vastes groupes (*esculenta, temporaria*), tandis que toutes les espèces africaines et certaines espèces asiatiques ne sont rapportées à aucun groupe.

Nous proposons ci-dessous un découpage de *Rana* s. str. en 10 groupes d'espèces. Ce découpage est provisoire, car il est fondé sur les travaux de révision existants à l'heure actuelle, qui ont été menés pour la plupart sur des bases géographiques, alors que des travaux portant sur le groupe dans son ensemble conduiraient vraisemblablement à une remise en cause de ces subdivisions, certains groupes d'Eurasie et d'Amérique devant sans doute être réunis. Dans quelques cas nous avons modifié les noms attribués aux groupes dans la liste de FROST (1985), pour des raisons d'antériorité de noms spécifiques inclus.

Espèces incluses.

(A) Groupes eurasiatiques.

(1) Groupe de *Rana (Rana) temporaria* Linné, 1758. — Ce groupe correspond au "*Rana temporaria* group" de la liste de FROST (1985). Nous rapportons provisoirement *Rana (Rana) pleuraden* Boulenger, 1904, de Chine, et *Rana (Rana) sylvatica* LeConte, 1825, d'Amérique du Nord, à ce groupe, qui pourrait utilement être subdivisé en sous-groupes.

(2) Groupe de *Rana (Rana)* kl. *esculenta* Linné, 1758. — Ce groupe correspond au "*Rana esculenta* group" de la liste de FROST (1985). Il est probable que le groupe de *Rana clamitans*, d'Amérique du Nord, devrait être réuni avec ce groupe.

(B) Groupes américains.

(3) Groupe de *Rana (Rana) clamitans* Latreille, 1801. — Ce groupe correspond au groupe de *Rana (Rana) catesbeiana* Shaw, 1802 de la liste de FROST (1985). Il est apparenté au groupe précédent, avec lequel il devrait sans doute être combiné.

(4) Groupe de *Rana (Rana) aurora* Baird & Girard, 1852. — Ce groupe correspond au groupe de *Rana (Rana) boylii* Baird, 1854 de la liste de FROST (1985).

(5) Groupe de *Rana (Rana) pipiens* Schreber, 1782. - Ce groupe correspond au "*Rana pipiens* complex" de la liste de FROST (1985). Il peut être subdivisé en quatre sous-

groupes, correspondant aux "groupes" correspondants de la liste de FROST (1985) :

(a) Sous-groupe de *Rana (Rana) pipiens* Schreber, 1782.

(b) Sous-groupe de *Rana (Rana) berlandieri* Baird, 1854.

(c) Sous-groupe de *Rana (Rana) montezumae* Baird, 1854.

(d) Sous-groupe de *Rana (Rana) palustris* LeConte, 1825. — Ce sous-groupe correspond au groupe de *Rana (Rana) areolata* Baird & Girard, 1852 de la liste de FROST (1985).

(6) Groupe de *Rana (Rana) pustulosa* Boulenger, 1883. — Ce groupe correspond au groupe de *Rana (Rana) tarahumarae* Boulenger, 1917 de la liste de FROST (1985).

(7) Groupe de *Rana (Rana) palmipes* Spix, 1824. - Ce groupe correspond au "*Rana palmipes* group" de la liste de FROST (1985).

(C) Groupe africain.

(8) Groupe de *Rana (Rana) fuscigula* Duméril & Bibron, 1841. — Nous réunissons dans ce groupe toutes les espèces de *Rana* s. str. du centre et du sud du continent africain, dont plusieurs ont récemment fait l'objet d'une étude ostéologique par CLARKE (1981) et d'une étude morphométrique, bioacoustique et écologique par CHANNING (1979). Les espèces nominales *Rana vertebralis* et *Rana umbraculata* étant ci-dessous placées dans un sous-genre distinct, le groupe de *Rana fuscigula* réunit les espèces suivantes : *Rana (Rana) amieti* Laurent, 1976 ; *Rana (Rana) angolensis* Bocage, 1866 ; *Rana (Rana) desaegeri* Laurent, 1972 ; *Rana (Rana) dracomontana* Channing, 1978 ; *Rana (Rana) fuscigula* Duméril & Bibron, 1841 ; *Rana (Rana) johnstoni* Günther, 1893 ; *Rana (Rana) ruwenzorica* Laurent, 1972 ; *Rana (Rana) wittei* (Angel, 1924).

(D) Groupes asiatiques.

(9) Groupe de *Rana (Rana) lateralis* Boulenger, 1887. — Nous réunissons dans ce groupe quatre espèces dont les relations avec les autres *Rana* s. str. ne sont pas claires, et qui sont manifestement étroitement apparentées entre elles (voir p. ex. : BOURRET, 1942 ; LIU & HU, 1961 ; TAYLOR, 1962 ; ANONYME, 1977) : *Rana (Rana) lateralis* Boulenger, 1887 ; *Rana (Rana) nigrolineata* Liu & Hu, 1950 ; *Rana (Rana) shuchinae* Liu, 1950 ; *Rana (Rana) unculuanus* Liu, Hu & Yang, 1960.

(10) Groupe de *Rana (Rana) rugosa* Temminck & Schlegel, 1838. — Nous réunissons dans ce groupe *Rana (Rana) rugosa* Temminck & Schlegel, 1838 et *Rana (Rana) tientaiensis* Chang, 1933, deux espèces étroitement apparentées mais dont les relations avec les autres *Rana* s. str. ne sont pas claires (voir p. ex. : STEJNEGER, 1907 ; LIU & HU, 1961 ; OKADA, 1966 ; ANONYME, 1977).

Sous-genre **HYLARANA** Tschudi, 1838

Discussion. - De tous les groupes de Raninae, ce vaste sous-genre est certainement celui qui a le plus impérieusement besoin d'une révision globale, à l'échelle de l'ensemble du groupe et non pas seulement de régions limitées. Ce groupe, présent en Afrique, en Asie du sud-est et dans une partie du Pacifique, est fort diversifié et probablement hétérogène (voir DUBOIS, 1975). En attendant son indispensable révision, qui pourrait réserver d'intéressantes surprises, nous préférons y maintenir toutes les espèces des divers "groupes d'espèces" dont nous avons déjà donné la liste (voir DUBOIS, 1981 b : 241-243). Il est fort probable que ce taxon devra être démantelé dans l'avenir, et d'autres taxons subgénériques ou même génériques reconnus (notamment : *Babina* Van Denburgh, 1912 ; *Clinotarsus* Mivart, 1869 ; *Hydrophylax* Fitzinger, 1843).

Sous-genre **PAA** Dubois, 1975

Discussion. - Comme nous l'avons signalé ailleurs (DUBOIS, 1976, 1977, 1980 a), ce sous-genre comporte deux sous-ensembles distincts, auxquels nous avons attribué le rang de super-groupes d'espèces : le super-groupe de *Rana (Paa) liebigii* Günther, 1860, dont les espèces sont dépourvues de pli tarsien, et le super-groupe de *Rana (Paa) spinosa* David, 1975, dont les espèces possèdent un pli tarsien. Nous avons déjà produit une révision des espèces du premier groupe (DUBOIS, 1976, 1979 c, 1980 a, 1980 b ; DUBOIS & KHAN, 1980 ; DUBOIS & MATSUI, 1983), mais, en ce qui concerne le deuxième, nous ne pouvons achever le travail de révision que nous avons entrepris car nous n'avons pu pour l'instant obtenir en prêt ou en échange de spécimens des espèces récemment décrites par nos collègues chinois. Nous avons toutefois déjà publié de manière préliminaire quelques informations sur ces espèces (DUBOIS, 1975, 1979 b) et nous en donnons ci-dessous quelques autres. Nous espérons être en mesure dans l'avenir d'examiner des spécimens de toutes les espèces nominales de ce groupe, et de proposer une révision du sous-genre *Paa* dans son ensemble.

Nous rapportons ici pour la première fois l'espèce *Rana aenea* Smith, 1922 au sous-genre *Paa,* et plus précisément au groupe de *Rana liebigii,* sur la foi de l'examen de la figure et de la description originale de l'espèce par SMITH (1922 a). Cette dernière n'est connue que de deux individus femelles, peut-être même pas adultes, et le mâle reproducteur en reste à découvrir et décrire : il est probable qu'il présente des caractères sexuels secondaires de *Paa.* SMITH (1922 a : 212) rapprochait *Rana aenea* de *Rana palavanensis* (ci-dessous placée dans le genre *Limnonectes*), ce qui n'est pas justifié par la morphologie externe de sa nouvelle espèce, et fort étrange d'un point de vue biogéographique. En revanche, la présence d'une espèce du groupe de *Rana liebigii* dans les montagnes du nord de la Thaïlande, qui abritent bon nombre d'autres espèces himalayennes, n'est nullement aberrante. Il reste que cette espèce mal connue devra être réétudiée.

Espèces incluses.

(A) Super-groupe de *Rana (Paa) liebigii* Günther, 1860.

(1) Groupe de *Rana (Paa) liebigii* Günther, 1860 : *Rana (Paa) aenea* Smith, 1922 ; *Rana (Paa) annandalii* Boulenger, 1920 ; *Rana (Paa) blanfordii* Boulenger, 1882 ; *Rana (Paa) conaensis* Fei & Huang, 1981 ; *Rana (Paa) ercepeae* Dubois, 1974 ; *Rana (Paa) hazarensis* Dubois & Khan, 1980 ; *Rana (Paa) liebigii* Günther, 1860 ; *Rana (Paa) minica* Dubois, 1975 ; *Rana (Paa) polunini* Smith, 1951 ; *Rana (Paa) rara* Dubois & Matsui, 1983 ; *Rana (Paa) rostandi* Dubois, 1974 ; *Rana (Paa) vicina* Stoliczka, 1872.

(2) Groupe de *Rana (Paa) maculosa* Liu, Hu & Yang, 1960 : *Rana (Paa) arnoldi* Dubois, 1975 ; *Rana (Paa) maculosa* Liu, Hu & Yang, 1960.

(3) Groupe de *Rana (Paa) sikimensis* Jerdon, 1870 : *Rana (Paa) sikimensis* Jerdon, 1870.

(B) Super-groupe de *Rana (Paa) spinosa* David, 1875.

(4) Groupe de *Rana (Paa) spinosa* David, 1875 : *Rana (Paa) boulengeri* Günther, 1889 ; *Rana (Paa) exilispinosa* Liu & Hu, 1975 ; *Rana (Paa) shini* Ahl, 1930 ; *Rana (Paa) spinosa* David, 1875.

(5) Groupe de *Rana (Paa) yunnanensis* Anderson, 1878 : *Rana (Paa) feae* Boulenger, 1887 ; *Rana (Paa) sternosignata* Murray, 1885 ; *Rana (Paa) yunnanensis* Anderson, 1878 ; et les deux nouvelles espèces nommées ci-dessous.

(6) Groupe de *Rana (Paa) delacouri* Angel, 1928 : *Rana (Paa) delacouri* Angel, 1928 ; *Rana (Paa) fasciculispina* Inger, 1970 ; *Rana (Paa) quadranus* Liu, Hu & Yang, 1960.

Super-groupe de **Rana (Paa) spinosa** David, 1875
Groupe de **Rana (Paa) spinosa** David, 1875
Rana (Paa) boulengeri Günther, 1889

Discussion. - Ayant pu examiner les spécimens-types de *Rana boulengeri* Günther, 1889, de *Rana tibetana* Boulenger, 1917 et de *Rana spinosa verrucospinosa* Bourret, 1937, nous estimons qu'ils sont conspécifiques. Le premier de ces trois noms a la priorité. Nous désignons ici le spécimen BMNH 1947.2.3.86, un mâle adulte (SVL = 103 mm), comme lectotype de *Rana boulengeri*, et le spécimen MNHN 1948.132, une femelle adulte (SVL = 79 mm) figurée par BOURRET (1937 : 28, 1942 : 296), comme lectotype de *Rana spinosa verrucospinosa*. *Rana tibetana* pour sa part fut décrite sur la base d'un holotype unique, BMNH 1947.2.3.63, un mâle adulte (SVL = 57,5 mm).

Nous reviendrons ailleurs sur la systématique et la répartition de cette espèce et des espèces voisines.

Groupe de **Rana (Paa) yunnanensis** Anderson, 1878

Discussion. - Ce groupe se distingue du précédent, notamment par le type de caractères sexuels secondaires mâles. Dans les deux groupes, les mâles reproducteurs ont des sacs vocaux internes, des avant-bras très élargis et des épines sur les mains et les parties inférieures du corps : toutefois dans le groupe de *Rana (Paa) yunnanensis*, comme dans celui de *Rana (Paa) liebigii*, les épines de la poitrine sont disposées en deux plaques séparées au milieu de la poitrine par une zone sans épines, et il n'y a pas d'épines sur le ventre, tandis que dans le groupe de *Rana (Paa) spinosa* les épines sont réparties de manière continue sur l'ensemble de la poitrine et sur la partie antérieure du ventre.

Un autre caractère qui rapproche le groupe de *Rana yunnanensis* de celui de *Rana liebigii* est l'extension du repli de peau (ou de "palmure") qui borde l'orteil V sur son côté externe. Dans le groupe de *Rana spinosa*, ce repli s'étend depuis l'extrémité de l'orteil jusqu'à la base de son métatarsien (à l'emplacement où se trouve un tubercule métatarsien externe dans d'autres groupes de *Rana*, mais pas chez les *Paa*). Dans le groupe de *Rana liebigii*, ce repli s'arrête au niveau du premier tubercule sous-articulaire de l'orteil (voir DUBOIS, 1976). Enfin, dans le groupe de *Rana yunnanensis*, ce repli continue en général un peu au-delà de ce tubercule, sur environ un tiers, la moitié ou même les deux tiers du métatarsien, mais, chez certains spécimens ou dans certaines formes, il s'arrête au niveau du premier tubercule sous-articulaire.

Ce groupe comporte quatre espèces de la région chinoise et indochinoise, et une espèce du Pakistan et d'Afghanistan, *Rana (Paa) sternosignata*, qui manifeste une ressemblance morphologique importante avec elles, et qui leur est manifestement étroitement apparentée, ce que la répartition géographique n'aurait pu permettre de prévoir. Outre leur morphologie d'ensemble et leurs caractères sexuels secondaires mâles, les espèces de ce groupe ont en commun une étrange particularité : la tendance à produire fréquemment des individus à phénotype apparemment intersexué. En effet, alors que la plupart des femelles adultes de ces espèces sont dépourvues d'épines sur les mains et les parties inférieures du corps, quelques-

unes d'entre elles, bien que possédant des oviductes dilatés et contournés et des ovaires remplis de nombreux œufs mûrs, présentent des épines cornées sur les tubercules métacarpiens et les doigts I et II : nous avons observé de telles femelles à caractères sexuels secondaires mâles chez *Rana (Paa) yunnanensis* (BMNH 1947.2.3.77, SVL = 106 mm, Tongchuan Fu, Yunnan ; MCZ 88386, SVL = 118,5 mm, Tongchuan Fu, Yunnan ; AMNH 5428, SVL = 93 mm, Yunnan Fu, Yunnan), chez *Rana (Paa) sternosignata* (NMW 18608, SVL = 101 mm, Karokh, Afghanistan ; NMW 19602.3, SVL = 97 mm, Hokak, Afghanistan ; MNHN 1985.3000, SVL = 80 mm, Sinjiri, Afghanistan) et chez la nouvelle espèce du Vietnam décrite ci-dessous (MNHN 1948.129, SVL = 78,5 mm, Chapa, Vietnam). Il serait intéressant de se pencher de plus près sur ce phénomène, si possible en étudiant les aspects hormonaux de la question.

Rana (Paa) yunnanensis Anderson, 1878

Discussion. - ANDERSON (1878 : 839) établit l'espèce nominale *Rana yunnanensis* pour deux spécimens provenant de Hotha (Yunnan, Chine) dont il donna une description et un dessin. C'est probablement l'un de ces deux spécimens qui fut mentionné par SCLATER (1892 : 343) sous le nom *Rana feae* Boulenger, 1887. Ces spécimens ont malheureusement été perdus depuis (BOULENGER, 1920 : 69).

BOURRET (1937 : 25, 1939 : 33, 1942 : 299-301) a appliqué le nom *Rana yunnanensis* à de grosses grenouilles récoltées à Chapa (Vietnam), et considéré le nom *Rana feae* comme synonyme du précédent. En réalité, l'espèce de Chapa est différente de celle représentée par l'holotype de *Rana feae* (voir ci-dessous), et cette espèce ne figure dans aucune des séries de *Paa* provenant du Yunnan que nous avons examinées, qui comportent en revanche une espèce, jusqu'ici connue sous le nom *Rana phrynoides* Boulenger, 1917, distincte à la fois de *Rana feae* et de l'espèce de Chapa. Nous estimons que c'est cette troisième espèce qui avait été décrite par ANDERSON (1878) sous le nom *Rana yunnanensis.* Nous sommes donc d'accord avec LIU & HU (1961), qui considéraient les noms *Rana yunnanensis* et *Rana phrynoides* comme synonymes, mais alors le premier de ces noms a la priorité.

Les syntypes de *Rana phrynoides* existent toujours au British Museum, sous les numéros BMNH 1947.2.3.76-82, et nous avons pu les examiner. Afin de stabiliser définitivement la nomenclature de ce groupe, nous désignons ici le spécimen BMNH 1947.2.3.76 (mâle adulte, SVL = 108 mm), récolté par J. GRAHAM et DYMOND à Tongchuan Fu (Yunnan, Chine), à la fois comme lectotype de *Rana phrynoides* Boulenger, 1917 et comme néotype de *Rana yunnanensis* Anderson, 1878. Les deux noms sont maintenant liés par une synonymie objective et l'espèce à laquelle ils s'appliquent doit désormais être dénommée *Rana (Paa) yunnanensis* Anderson, 1878.

Chez *Rana yunnanensis,* le repli de peau bordant du côté externe l'orteil V dépasse en général sensiblement, en direction proximale, le niveau du premier tubercule sous-articulaire de l'orteil, pour s'avancer sur le métatarse jusqu'au tiers ou aux deux tiers de celui-ci ; après la fin de ce repli palmaire bien différencié, celui-ci est en général suivi nettement par des granulosités cornées proéminentes situées dans son alignement.

Nous rapportons à cette espèce les spécimens suivants, que nous avons examinés :

(A) Yunnan. - (1) Tongchuan Fu : BMNH 1947.2.3.76-82, MCZ 7179, MCZ 88386-88387, NMW 3417. - (2) Yunnan Fu : AMNH 5428-5429, AMNH 30847, MCZ 9615, MCZ 9934, NMW 3418.1-2. - (3) Wuting Chow District : FMNH 7655-7656.

(B) Guizhou. - (4) Shih Men Kan : USNM 95529, USNM 95647.
(C) "Chine", sans précision. - (5) MNHN 1907.13, MNHN 1907.208.
Total : 14 mâles adultes, 10 femelles adultes et juvéniles.

Rana (Paa) feae Boulenger, 1887

Discussion. - Nous avons pu examiner l'holotype, MSNG 29301, de cette espèce, un mâle adulte (SVL = 90 mm) récolté en 1886 par L. FEA dans les montagnes à l'est de Bhamò, Ka Khien Hills, Birmanie. Il appartient à notre avis à une espèce distincte, quoique voisine, de *Rana (Paa) yunnanensis.* Ce mâle adulte, unique exemplaire connu de *Rana feae,* se distingue des 14 mâles adultes de *Rana yunnanensis* appartenant aux séries mentionnées ci-dessus (SVL : 67,5 - 121 mm), notamment par sa tête bien plus large (HW/SVL : *feae,* 422 p.m. ; *yunnanensis,* 366-403 p.m. ; HW/HL : *feae,* 1152 p.m. ; *yunnanensis,* 1000-1113 p.m.), et par la présence d'un net ocelle noir bordé de blanc à l'aine. Chez ce spécimen, le repli palmaire externe bordant l'orteil V dépasse un peu le premier tubercule sous-articulaire et s'avance légèrement sur le métatarsien ; celui-ci porte ensuite des granulosités cornées non alignées.

Nous n'avons connaissance d'aucun autre spécimen qui puisse être rapporté à cette espèce, dont la répartition connue est donc limitée au nord de la Birmanie.

Rana (Paa) bourreti sp. nov.

Holotype. - MNHN 1948.128 (= LZUH B.59), mâle adulte (SVL = 91 mm), récolté à Chapa, Vietnam, 22° 20' N 103° 50' E, par René BOURRET.

Paratypes. - MNHN 1938.35 (= LZUH Z.29) et MNHN 1938.36 (= LZUH Z.27), deux mâles adultes, et MNHN 1948.129 (= LZUH B. 196), une femelle adulte (partiellement "intersexuée"), capturés par René BOURRET à Chapa, Vietnam ; MNHN 1938.37 (= LZUH Z.241) et MNHN 1938.39 (= LZUH Z.240), deux femelles juvéniles, et MNHN 1985.2999, un jeune mâle adulte, récoltés par René BOURRET sur le Mont Fan-Si-Pan, près de Chapa, Vietnam.

Diagnose et discussion. - Cette espèce est celle décrite et figurée par BOURRET (1937 : 25, 1939 : 33, 1942 : 299-301) sous le nom *Rana yunnanensis,* et qui est distincte de celle à laquelle nous estimons que ce dernier nom doit s'appliquer (voir ci-dessus).

Cette espèce se rapproche de *Rana (Paa) feae* (voir ci-dessus) par sa tête très large (HW/SVL, chez les 3 mâles adultes mesurés : 396-445 p.m. ; HW/HL : 1067-1110 p.m.) mais elle s'en distingue, ainsi que de *Rana (Paa) yunnanensis,* par son tibia sensiblement plus long (TL/SVL : *bourreti,* 3 mâles adultes, 527-543 p.m. ; *feae,* 1 mâle adulte, 489 p.m. ; *yunnanensis,* 14 mâles adultes, 412-518 p.m.), sa palmure moins étendue (l'extrémité de l'orteil IV étant seulement bordée d'une frange très étroite de palmure, alors que chez *feae* et *yunnanensis* la palmure s'écarte de l'orteil IV dès son extrémité ; cette différence correspond à celle qui existe entre les palmures de type *liebigii* et de type *rostandi* telles que nous les avons décrites ailleurs : DUBOIS, 1976 : 221), les extrémités de ses doigts et orteils légèrement mais nettement dilatées (alors qu'elles ne le sont pas chez les deux autres espèces), la forme des pustules dorsales (arrondies, alors qu'elles sont, au moins pour une partie d'entre elles, allongées longitudinalement chez les deux autres espèces) et la présence d'un V noir à l'envers au milieu du dos, entre les membres antérieurs (présent aussi chez l'holotype de

Rana feae, mais pas chez les exemplaires examinés de *Rana yunnanensis*). Chez cette espèce, le repli palmaire externe bordant l'orteil V s'arrête au niveau du premier tubercule sous-articulaire de cet orteil, ou continue légèrement au-delà ; il est suivi par des granulosités cornées plus ou moins alignées.

L'espèce n'est connue que de Chapa et du Mont Fan-Si-Pan, dans le nord du Vietnam.

Etymologie du nom spécifique. - Nous avons plaisir à donner à cette espèce le nom de son collecteur, à qui nous devons d'importants travaux sur les Amphibiens d'Indochine.

Rana (Paa) sichuanensis sp. nov

Holotype. - NMW 3419.2, mâle adulte (SVL = 72,5 mm), récolté en mai 1914 à "Ning Yuan Fu" (= montagne près de Xichang, 27° 58' N 102° 13' E), sud du Sichuan, Chine, par Camillo SCHNEIDER.

Paratype. - NMW 3419.1, femelle adulte (SVL = 87 mm), mêmes données de récolte que l'holotype.

Diagnose et discussion. - Ces deux spécimens, déjà signalés par WERNER (1924 : 52) sous le nom de *Rana spinosa*, puis par POPE & BORING (1940 : 54-55) sous celui de *Rana phrynoides*, représentent une espèce voisine des précédentes, mais distincte.

Celle-ci se rapproche de *Rana yunnanensis* (voir ci-dessus) par son aspect général et son tibia relativement court (TL/SVL : mâle 497 p.m. ; femelle, 511 p.m.), mais elle se distingue de cette espèce par sa tête légèrement plus large (HW/SVL : *yunnanensis*, 14 mâles adultes, 366-403 p.m., 5 femelles adultes, 350-377 p.m. ; *sichuanensis*, 1 mâle adulte, 407 p.m., 1 femelle adulte, 402 p.m.) et plus longue (HL/SVL : *yunnanensis*, 14 mâles adultes, 338-375 p.m., 5 femelles adultes, 312-355 p.m. ; *sichuanensis*, 1 mâle adulte, 386 p.m., 1 femelle adulte, 374 p.m.), par sa palmure plus incurvée entre les orteils, et par les extrémités des doigts et orteils légèrement mais distinctement dilatées. De plus, *Rana sichuanensis* se distingue de *Rana yunnanensis*, *Rana feae* et *Rana bourreti* par son tympan très distinct, et par l'aspect de sa peau dorsale (avec de nombreux petits replis longitudinaux étroits, portant de petites granulosités cornées, et une grande quantité de petites granulosités autour de l'anus). Chez cette espèce, le repli palmaire bordant l'orteil V du côté externe s'arrête au niveau du premier tubercule sous-articulaire de l'orteil, pour être suivi par quelques granulosités cornées plus ou moins alignées.

L'espèce n'est connue que de la localité-type, les montagnes près de "Ningyuan", ancien nom de Xichang (voir LIU, 1950 : 260), dans le sud du Sichuan.

Etymologie du nom spécifique. - Ce nom est fondé sur celui de la province chinoise du Sichuan, dans le sud de laquelle cette espèce a été récoltée.

***Groupe de* Rana (Paa) delacouri** Angel, 1928

Discussion. - Nous réunissons dans ce groupe trois espèces qui présentent des caractères sexuels secondaires mâles différents de ceux de toutes les autres espèces du super-groupe de *Rana (Paa) spinosa*, mais également différents entre elles. Chez *Rana (Paa) fasciculispina*, le mâle reproducteur possède des sacs vocaux internes, des avant-bras très dilatés, et de nombreuses épines cornées sur les mains, et sur les avant-bras et les parties inférieures du corps, où elles sont groupées en faisceaux portés par des tubercules charnus (voir INGER, 1970). Chez *Rana (Paa) delacouri* et *Rana (Paa) quadranus*, les mâles sont dépourvus de sacs vocaux et d'épi-

nes sur les parties inférieures du corps, sur les doigts et sur les avant-bras, qui ne sont pas dilatés, mais en revanche ils présentent une zone de peau différenciée autour de l'anus, portant des épines chez *Rana delacouri*, et n'en portant pas chez *Rana quadranus*. Malgré ces caractères sexuels très différents, nous estimons ces espèces, ou du moins *Rana fasciculispina* et *Rana delacouri*, les deux seules dont nous ayions pu examiner des spécimens, étroitement apparentées entre elles, en raison de leur morphologie d'ensemble très similaire (taille, forme et proportions générales du corps et aspect des pieds et des mains, etc.), et notamment des caractères suivants, déjà notés par INGER (1970 : 173), qui séparent ces espèces des autres espèces du super-groupe de *Rana spinosa* : extrémités des orteils et des doigts nettement dilatées, celles des orteils mesurant le double de la largeur des phalanges ; tubercules sous-articulaires proximaux très importants. Nous n'avons pu examiner de spécimens de *Rana quadranus*, mais rapportons cette espèce à ce groupe sur la foi des descriptions de celle-ci par LIU, HU & YANG (1960) et LIU & HU (1961), où il est notamment fait mention de tubercules sous-articulaires proximaux très développés, et de caractères sexuels secondaires mâles qui se rapprochent de ceux de *Rana delacouri*.

Rana (Paa) delacouri Angel, 1928

Discussion. - ANGEL (1928 a) proposa le nouveau nom *Rana delacouri* pour deux exemplaires provenant de Bac-Kan, Tonkin (nord du Vietnam), dont aucun n'était désigné comme type. L'un de ces deux spécimens (mâle adulte, SVL = 108 mm) fut ensuite donné au British Museum (ANGEL, 1928 b), où il porte maintenant le numéro BMNH 1947.2.1.5, tandis que l'autre (mâle adulte, SVL = 120 mm) est resté au Muséum de Paris, sous le numéro MNHN 1928.19. En considérant par erreur ce dernier spécimen comme "holotype" de *Rana delacouri*, GUIBÉ (1950 : 36) a en fait désigné celui-ci comme lectotype de l'espèce (Art. 74b du *Code*). En se fondant sur l'examen, effectué par POPE (voir POPE & BORING, 1940 : 13), de ce spécimen, POPE & BORING (1940 : 52) mirent le nom *Rana delacouri* dans la synonymie de *Rana spinosa*, où il est resté ensuite (BOURRET, 1942 ; GORHAM, 1974), jusqu'à ce que nous signalions brièvement (DUBOIS, 1975) qu'il s'applique en fait à une espèce bien distincte. Cette espèce fut redécrite sous le nom *Rana microlineata* par BOURRET (1937 : 30-31, 1939 : 34, 1942 : 291-293, 1944 : 43) sur la base de deux spécimens de Chapa (Vietnam), qui portent maintenant les numéros MNHN 1948.130-131, puis de deux autres spécimens de la même localité et d'un autre de Tamdao. Nous désignons ici la femelle adulte MNHN 1948.130 (SVL = 120 mm), seul exemplaire figuré par BOURRET (1937 : 30, 1942 : 292), comme lectotype de *Rana microlineata*. Le nom *"Rana mediolineata"* employé par INGER (1970) est une orthographe incorrecte subséquente du nom précédent, dépourvue de statut en nomenclature (Art. 33c du *Code*).

Comme nous l'avons signalé ci-dessus, cette espèce se rapproche, par sa morphologie externe, de *Rana fasciculispina*, dont elle se distingue toutefois aisément par l'aspect de la peau dorsale (voir BOURRET, 1937, 1942 et INGER, 1970) et la forme de la tête, nettement plus haute chez *Rana delacouri*, la région loréale étant presque verticale chez cette espèce, et oblique chez *Rana fasciculispina*. Enfin les caractères sexuels secondaires mâles des deux espèces sont fort différents.

Il est étrange que les caractères sexuels secondaires mâles fort inhabituels de *Rana delacouri* n'aient été remarqués par aucun des auteurs qui ont examiné des exemplaires de cette espèce (ANGEL, 1928 a ; BOURRET, 1937, 1942 ; POPE & BORING, 1940 ; ANGEL

& GUIBÉ, 1945). Les trois mâles que nous avons pu examiner sont dépourvus de toute ouverture de sacs vocaux sur le plancher buccal et de toute épine nuptiale sur les mains, les avant-bras et la poitrine ; de plus, leurs avant-bras ne sont nullement hypertrophiés. En revanche, la zone de l'anus présente de nombreuses épines cornées de petite taille. Chez deux de ces mâles (MNHN 1928.19 et MNHN 1948.131), ces épines sont réduites à de petites excroissances, mais chez le troisième (BMNH 1947.2.1.5) elles sont bien différenciées et développées : il est donc très vraisemblable que l'état de la peau de la zone de l'anus est lié à l'état physiologique du mâle, et que les épines ne sont pleinement développées que lors de la période reproductive, comme c'est le cas chez le mâle de *Rana (Paa) sikimensis* (voir DUBOIS, 1976). Outre le fait d'être entouré d'épines, l'anus du mâle est orienté de manière inhabituelle, ventralement, et non pas postérieurement ou même dorsalement, comme chez la plupart des Anoures. De plus un repli de la peau épineuse située dorsalement par rapport à l'anus vient recouvrir celui-ci, si bien qu'il se trouve placé au fond d'une petite cavité de peau épineuse et nettement dirigée, ventralement, vers l'avant de l'animal. Cette disposition s'observe chez les trois mâles examinés, mais le renfoncement au fond duquel se trouve l'anus est moins profond chez les deux mâles non-reproducteurs : il semble donc que l'extension de la zone de peau recouvrant l'anus soit également un caractère labile, ne prenant son plein développement que lors de la période reproductive. En ce qui concerne l'unique femelle examinée, la zone de l'anus se présente de manière tout à fait typique pour un Anoure : aucune épine, aucun repli de peau, anus dirigé postérieurement.

Une zone d'épines semblable se retrouve chez les mâles reproducteurs dez *Rana (Paa) sikimensis* (voir DUBOIS, 1976). Par ailleurs, une zone de peau enflée autour de l'anus caractérise les mâles de *Rana (Paa) quadranus* Liu, Hu & Yang, 1960, de *Rana (Paa) conaensis* Fei & Huang, 1981 et aussi de *Rana (Rana) unculuanus* Liu, Hu & Yang, 1960 et de *Rhacophorus (Rhacophorus) prominanus* Smith, 1924 (voir SMITH, 1924 b ; LIU, HU & YANG, 1960 ; LIU & HU, 1961). Un anus dirigé ventralement existe chez le mâle de *Nimbaphrynoides occidentalis*, espèce de Bufonidae dans laquelle l'accouplement se fait avec accolement des cloaques et où la fécondation est interne (voir XAVIER, 1971). Enfin, GRANDISON (1980 b) a récemment décrit une zone de peau épineuse autour de l'anus du mâle reproducteur de *Mertensophryne micranotis*, autre espèce de Bufonidae qui pratique également un accouplement avec accolement des cloaques et fécondation interne (GRANDISON & ASHE, 1983).

La morphologie très particulière de la région anale des mâles de *Rana (Paa) delacouri* suggère que chez cette espèce, et également chez les espèces voisines *Rana (Paa) quadranus*, *Rana (Paa) sikimensis* et *Rana (Paa) conaensis*, il existe probablement aussi un mode d'accouplement particulier, avec accolement des cloaques et fécondation interne. Un tel mode de fécondation serait certainement très utile à ces espèces qui vivent et se reproduisent dans des torrents puissants où le sperme risque d'être entraîné avant que les œufs ne soient fécondés (voir DUBOIS, 1975, 1976). Il serait fort intéressant de consacrer des recherches de terrain au mode de reproduction de ces espèces.

Sous-genre **AMIETIA** nov.

Espèce-type. - *Rana vertebralis* Hewitt, 1927.

Espèces incluses. - *Rana (Amietia) umbraculata* Bush, 1952 ; *Rana (Amietia) vertebralis* Hewitt, 1927.

Diagnose et discussion. - Les deux espèces nominales rapportées à ce sous-genre étaient considérées par POYNTON (1964) comme synonymes, mais cette synonymie a été mise en doute par VAN DIJK (1966). Ces espèces d'Afrique du sud, classées par POYNTON (1964), VAN DIJK (1966) et CHANNING (1979) parmi les *Rana* s. str., se séparent cependant de celles-ci, et notamment de celles du groupe de *Rana fuscigula* qui vivent dans la même région, par la combinaison suivante de caractères : (1) taille très grande, jusqu'à 140 mm (POYNTON, 1964) ; (2) tête très large (POYNTON, 1964 ; CHANNING, 1979) et museau aplati, ce qui donne à ces grenouilles une physionomie très particulière (voir p. ex. PASSMORE & CARRUTHERS, 1979 : 134-135) ; (3) œil avec un umbraculum cornéen et une pupille losangique (voir p. ex. : ROSE, 1962 : 47 ; PASSMORE & CARRUTHERS, 1979 : 134-135) ; (4) tibia court (CHANNING, 1979) ; (5) palmure très étendue, complète (CHANNING, 1979 ; PASSMORE & CARRUTHERS, 1979) ; (6) têtard à corps très aplati, à queue dépourvue de nageoire dans sa partie antérieure, arrondie à son extrémité, à narines s'ouvrant dorsalement plutôt que latéralement et à disque buccal très riche en rangées de denticules cornés, jusqu'à 8 à la mâchoire supérieure (HEWITT, 1927 ; WAGER, 1965 ; VAN DIJK, 1966).

La morphologie des adultes et des têtards de ce groupe est manifestement liée à l'adaptation à la vie dans les torrents d'altitude du Drakensberg et du Basutoland où ces grenouilles vivent submergées en permanence (ROSE, 1962 ; POYNTON, 1964 ; WAGER, 1965 ; PASSMORE & CARRUTHERS, 1979), et où les adultes sont même capables de se nourrir au fond de l'eau (CHANNING, 1979). L'importance de la spécialisation écologique de ces formes justifie amplement la reconnaissance d'au moins un sous-genre distinct pour celles-ci.

La ressemblance qui existe entre les adultes et têtards de ce groupe et ceux du genre *Conraua* est certainement due à une convergence, les deux groupes ayant des écologies similaires : en effet l'omosternum d'*Amietia* est entier, non fourchu à la base (POYNTON, 1964), et les caractéristiques du crâne de *Rana vertebralis* sont semblables à celles des crânes des espèces du groupe de *Rana fuscigula*, et différentes de celles des *Conraua* (CLARKE, 1981). La place de ce sous-genre est donc manifestement au sein des Ranini, et il est probablement issu, comme l'estime CHANNING (1979), du groupe de *Rana fuscigula*.

Etymologie du nom subgénérique. - Nous avons plaisir à dédier ce nouveau sous-genre de Grenouilles africaines à notre ami Jean-Louis AMIET, à qui l'on doit de remarquables travaux sur les Amphibiens d'Afrique.

Sous-genre **STRONGYLOPUS** Tschudi, 1838

Espèces incluses. - *Rana (Strongylopus) bonaespei* Dubois, 1981 ; *Rana (Strongylopus) fasciata* Smith, 1849 ; *Rana (Strongylopus) grayii* Smith, 1849 ; *Rana (Strongylopus) hymenopus* Boulenger, 1920 ; *Rana (Strongylopus) wageri* Wager, 1961.

Discussion. - Ce groupe fut retiré de *Rana* et placé dans un genre distinct *Strongylopus* par VAN DIJK (1966), qui fut suivi par CHANNING (1979), CLARKE (1981) et FROST (1985). CLARKE (1981) a montré que ce groupe diffère de *Rana* s. str. de manière significative, mais aussi qu'il lui est étroitement apparenté. Les divergences entre les deux groupes, à peu près de la même ampleur que celles qui séparent *Rana* s. str. des *Hylarana* africaines (CLARKE, 1981), ne sont à notre avis pas suffisantes pour justifier l'attribution du rang générique à *Strongylopus*, que nous continuons à considérer comme un sous-genre de *Rana*, comme nous l'avions fait par le passé (DUBOIS, 1981 a, 1981 b).

Genre **AMOLOPS** Cope, 1865

Amolops chapaensis (Bourret, 1937)

Discussion. - L'espèce dont il est ici question fut décrite par BOURRET (1937 : 44-46 ; 1942 : 423-425) sous le nom de *Rhacophorus buergeri chapaensis*. En réalité, les deux syntypes LZUH B. 184-185 de cette espèce nominale, qui figurent maintenant dans les collections du Muséum de Paris sous les numéros MNHN 1948.150-151, n'appartiennent nullement au genre *Rhacophorus*, ni même aux Rhacophoridae, mais sont tout à fait typiques du genre *Amolops*. Ce genre, et plus particulièrement encore ses espèces continentales, ont actuellement fort besoin d'une révision : c'est pourquoi nous signalons ici que le nom *chapaensis* Bourret, 1937 devra être pris en compte lors d'un tel travail. Nous désignons ici le mâle MNHN 1948.150 (SVL = 73,5 mm), seul figuré dans les travaux de BOURRET (1937 : fig. 12 ; 1942 : fig. 143), comme lectotype de ce taxon nominal.

Amolops longimanus (Andersson, 1939)

Discussion. - Cette espèce du nord-est de la Birmanie fut décrite sous le nom *Rana longimanus* par ANDERSSON (1939 : 4-6), qui la rapprochait de l'espèce décrite par GÜNTHER (1876 a) sous le nom *Polypedates formosus*, maintenant placée dans le genre *Amolops* (voir p. ex. DUBOIS, 1974 b). Elle doit elle aussi être rapportée à ce genre, et prise en considération lors de toute révision de celui-ci. Il en va probablement de même pour la majorité des espèces rapportées par BOULENGER (1920) à ses *"Ranae chalconotae"*, dont les adultes ont des morphologies très voisines de celles des *Amolops*, mais dont les têtards ne sont pas encore connus.

Genre **MICRIXALUS** Boulenger, 1888

Espèce-type. - *Ixalus fuscus* Boulenger, 1882, par désignation subséquente de MYERS (1942 b).

Discussion. - Une confusion considérable existe dans la littérature quant au statut de ce genre, sa composition spécifique et ses relations phylogénétiques. Dans l'état actuel de la taxinomie, douze espèces nominales sont rapportées à ce genre (FROST, 1985 : 460-462). Parmi celles-ci, les espèces suivantes, qui vivent dans le sud de l'Inde, furent classées par BOULENGER (1888) dans le genre *Micrixalus* lors de la création de celui-ci, et elles y sont restées depuis :

(1) *Polypedates saxicola* Jerdon, 1853.

(2) *Ixalus opisthorhodus* Günther, 1868.

(3) *Limnodytes phyllophila* Jerdon, 1853. - Ce nom fut considéré avec doute par BOULENGER (1882 : 95 ; 1890 : 465) comme un synonyme du précédent. Cette synonymie n'a jamais, à notre connaissance, été réfutée, et de plus JERDON (1870 : 85) lui-même l'a confirmée. Le nom *I. opisthorhodus* ayant été très peu employé dans la littérature, nous estimons que dans ce cas il n'y a aucune raison de le conserver, et nous proposons de le remplacer par le nom *L. phyllophila* qui a priorité. Afin de fixer définitivement l'emploi de ce dernier nom, nous désignons ici l'holotype d'*Ixalus opisthorhodus*, récolté par W. THEOBALD dans les Nilgiris et conservé au British Museum, comme néotype de *Limnodytes phyllophila* Jerdon, 1853, dont les types sont perdus.

(4) *Ixalus fuscus* Boulenger, 1882.

(5) *Ixalus silvaticus* Boulenger, 1882.

(6) *Ixalus sarasinorum* Müller, 1887. - Cette espèce de Ceylan était rapportée avec doute au genre *Micrixalus* par BOULENGER (1888). DUTTA (in FROST, 1985 : 462) écrit à son sujet : "Not a *Micrixalus*, but a member of the Rhacophoridae, from examination of the type." Ayant pu examiner le lectotype NHMB 1217 et le paralectotype NHMB 1218 de cette espèce nominale, nous confirmons cette interprétation, et précisons même qu'à notre avis ce nom est un strict synonyme de *Polypedates microtympanum* Günther, 1859, une espèce que nous plaçons ci-dessous dans un nouveau sous-genre.

Trois autres espèces de *Micrixalus* du sud de l'Inde ont été décrites après le travail de BOULENGER (1888) :

(7) *Micrixalus herrei* Myers, 1942. - Ce nom a été récemment mis en synonymie de *Micrixalus fuscus* par INGER et al. (1984).

(8) *Micrixalus nudis* Pillai, 1978.

(9) *Micrixalus thampii* Pillai, 1981.

Outre ces espèces du sud de l'Inde, plusieurs autres espèces d'autres régions ont été, au moins transitoirement, rapportées au genre *Micrixalus*, ou, si elles ne l'ont pas été, pourraient l'être. Ces espèces sont les suivantes, par ordre chronologique de leurs descriptions :

(10) *Rana tenasserimensis* Sclater, 1892. - Le statut générique de cette espèce de Birmanie et Thaïlande n'a cessé de poser des problèmes depuis sa description. SCLATER (1892 : 345) rapprochait celle-ci de *Rana leptodactyla* Boulenger, 1882 et de *Polypedates hascheanus* Stoliczka, 1870. Cette espèce fut ensuite placée par ANNANDALE (1912 : 11) et MYERS (1942 b : 73) dans le genre *Micrixalus*, par BOULENGER (1918 a : 373) et BOURRET (1942 : 378) dans le genre *Cornufer*, par SMITH (1930 : 102) et TAYLOR (1962 : 462) dans le sous-genre *Discodeles* du genre *Rana*, et enfin par YANG (1983 : 53) dans le genre *Platymantis* !

(11) *Cornufer baluensis* Boulenger, 1896. - Cette espèce de Bornéo fut transférée dans le genre *Micrixalus* par INGER (1954 : 347-348 ; 1966 : 255-256), qui fournit à cette occasion la seule discussion sérieuse jusqu'à ce jour du statut de ce genre.

(12) *Rana sariba* Shelford, 1905. - INGER (1966 : 255-256) considéra ce nom comme synonyme du nom *Cornufer baluensis* Boulenger, 1896. Toutefois la différence de taille qu'il mentionne entre l'holotype de *Rana sariba* (femelle adulte, SVL = 38 mm) et les femelles adultes de *C. baluensis* (23,6-29,3 mm) est à notre avis bien trop importante, et nous considérons que les deux noms s'appliquent à deux espèces distinctes, quoique fort voisines, de Bornéo.

(13) *Micrixalus borealis* Annandale, 1912. - Cette espèce du nord-est de l'Inde (Arunachal Pradesh) ne semble pas avoir été l'objet de travaux depuis sa description originale par ANNANDALE (1912), qui l'estimait fort proche de *Rana tenasserimensis*. En réalité, selon la description et les figures de cette espèce qu'il en donnait, nous estimons que cet auteur avait sous les yeux des spécimens appartenant au genre *Phrynoglossus* (voir ci-dessous), et plus précisément à une espèce voisine de *P. diminutivus* (Taylor, 1922), avec laquelle elle partage la particularité de présenter une "dent" à l'extrémité de la mâchoire inférieure. Cette espèce doit donc désormais être dénommée *Phrynoglossus borealis* (Annandale, 1912) (voir ci-dessous).

(14) *Rana tasanae* Smith, 1921. - Ce nom, proposé comme nom de remplacement pour *Rana pullus* Smith, 1921, préoccupé (voir DUBOIS, 1984 e), n'a jamais été associé jusqu'à présent au nom générique *Micrixalus*. SMITH (1921, 1930), suivi par BOURRET (1942 : 376-377) et TAYLOR (1962 : 458), estimait cette espèce voisine de *Rana tenasserimensis* Sclater, 1892, et la plaçait, avec celle-ci, aux côtés de *Rana beddomii* (Günther, 1876) dans le sous-

genre *Discodeles* du genre *Rana.* Etrangement, FROST (1985) maintient cette espèce de Thaïlande dans le genre *Rana,* alors qu'il place *Rana tenasserimensis* dans le genre *Micrixalus.*

(15) *Micrixalus diminutivus* Taylor, 1922. - La position générique de cette espèce des Philippines fut discutée par SMITH (1923 : 211), MYERS (1942 b : 73-74), INGER (1954 : 256-257) et TAYLOR (1962 : 350). Les arguments de INGER (1954) pour rattacher celle-ci au "genre *Ooeidozyga*" (dans l'acception large de ce dernier) sont à notre avis convaincants.

(16) *Micrixalus torrentis* Smith, 1923. - INGER (1954) ne mit pas en cause l'attribution générique de cette espèce, ce qui fausse la discussion proposée par cet auteur du statut du genre *Micrixalus.* En effet cette espèce de Hainan appartient en réalité au genre *Amolops,* comme le montre la morphologie de son têtard, décrit et figuré par LIU et al. (1973), ainsi que la morphologie de l'adulte, dont nous avons examiné deux spécimens (MVZ 23132-23133). L'espèce doit donc être dénommée *Amolops torrentis* (Smith, 1923), comme l'ont noté BORKIN & MATSUI (in FROST, 1985 : 456).

(17) *Micrixalus mariae* Inger, 1954 - Le statut générique de cette espèce des Philippines n'a semble-t-il jamais été mis en doute depuis sa description.

(18) *Micrixalus magnapustulosus* Taylor & Elbel, 1958. - Cette espèce de Thaïlande fut transférée dans le genre *Phrynoglossus* par TAYLOR (1962 : 350-353), puis dans "*Ooeidozyga*" (*Occidozyga*) par MATSUI (1979 : 300-302).

(19) *Cornufer xizangensis* Hu, 1977. - ZWEIFEL (in FROST, 1985 : 470) estime que cette espèce du Tibet appartient probablement au genre *Micrixalus.*

(20) *Platymantis liui* Yang, 1983. - YANG (1983) rapproche cette espèce du Yunnan de *Rana tenasserimensis,* ce qui a amené ZWEIFEL (in FROST, 1985 : 468) à suggérer qu'elle fait sans doute partie du genre *Micrixalus.*

Si l'on en exclut les espèces qui appartiennent selon nous à d'autres genres (*I. sarasinorum, M. borealis, M. diminutivus, M. torrentis, M. magnapustulosus*), ainsi que les synonymes (*I. opisthorhodus, M. herrei*), il subsiste 13 espèces nominales, qui peuvent être réparties en deux groupes. Le premier, *Micrixalus* s. str , comporte 6 espèces du sud de l'Inde (*P. saxicola, L. phyllophila, I. fuscus, I. silvaticus, M. nudis, M. thampii*), dont l'espèce-type de *Micrixalus* (*I. fuscus*). Le deuxième comporte une espèce du Tibet (*C. xizangensis*), une du Yunnan (*P liui*), deux de Birmanie et de Thaïlande (*R. tenasserimensis, R. tasanae*), une des Philippines (*M. mariae*) et deux de Bornéo (*C. baluensis, R. sariba*).

Bien que nous n'ayions pu obtenir en prêt et examiner nous-même que peu de spécimens du premier groupe (*I. fuscus :* syntypes BMNH 1874.4 29.1506-1508 ; *I. silvaticus :* syntypes BMNH 1882.2.10.52-55) et encore moins du deuxième (*C. baluensis :* MVZ 111653-111654), les descriptions et figures publiées de ces espèces sont pour la plupart de qualité et de précision suffisantes pour nous permettre d'affirmer que ces deux groupes sont nettement distincts. Les deux groupes sont très vraisemblablement d'origines phylogénétiques différentes et ne doivent probablement leur ressemblance qu'à des phénomènes de convergence. Nous attribuons donc ci-dessous à ces deux groupes le statut de genres. Parmi les caractères diagnostiques permettant de les distinguer, outre le faciès, difficile à traduire dans une description mais fort significatif, les caractères suivants sont particulièrement importants :

(1) Omosternum - Chez les espèces indiennes, l'omosternum n'est pas fourchu à la base, comme l'ont noté SMITH (1923 : 210), puis DECKERT (1938 : 148-149), qui a étudié des squelettes de *I. fuscus, I. silvaticus, L phyllophila* et *P. saxicola,* et a noté de plus que

l'affrontement des coracoïdes chez ces espèces est laxizone. En revanche, chez les espèces du deuxième groupe qui ont été étudiées à cet égard, l'omosternum s'avère fourchu à la base : ainsi chez *C. baluensis* et *M. mariae* (INGER, 1954) et chez *C. xizangensis* (ANONYME, 1977).

(2) Peau dorsale. - Chez les espèces indiennes, la peau dorsale est lisse, et des replis latéro-dorsaux étroits et peu proéminents, mais très nets, sont présents chez la plupart des espèces (au moins *I. fuscus, I. silvaticus* et *L. phyllophila* : voir BOULENGER, 1882, 1890). En revanche, dans le deuxième groupe les replis latéro-dorsaux sont toujours absents, et la peau dorsale est chagrinée (*M. mariae*, INGER, 1954 ; *C. baluensis*, INGER, 1966) ou couverte d'un réticulum de petits plis glandulaires fins (*R. tenasserimensis* et *R. tasanae*, TAYLOR, 1962).

(3) Peau ventrale. - La peau ventrale est lisse chez toutes les espèces indiennes (BOULENGER, 1882, 1890), alors qu'elle est fortement granuleuse chez une partie de celles du deuxième groupe (*M. mariae*, INGER, 1954 ; *C. baluensis* et *R. sariba*, INGER, 1966).

(4) Tympan. - Chez les espèces indiennes, le tympan est petit, et indistinct ou "caché" (BOULENGER, 1882, 1890), tandis que chez les espèces du deuxième groupe il est net, mesurant de la moitié aux deux tiers du diamètre de l'œil (environ la moitié chez *R. tenasserimensis* et *R. tasanae* selon TAYLOR, 1962 ; les deux tiers chez *P. liui* selon YANG, 1983 ; la moitié ou un peu moins chez *C. baluensis, R. sariba* et *M. mariae* selon INGER, 1954, 1966).

(5) Mode de reproduction et de développement. - Pour l'instant, des informations à ce sujet n'ont été publiées que pour une seule de toutes ces espèces, appartenant au premier des deux groupes : en effet SMITH (1924 a) a décrit et figuré deux têtards provenant de Kotagiri (Nilgiris, Inde) et attribués à "*Micrixalus opisthorhodus*" (= *Limnodytes phyllophila*). Le développement d'aucune des espèces du deuxième groupe n'a été décrit jusqu'à présent, mais les femelles gravides de ces espèces disséquées ont montré des œufs peu nombreux et de grosse taille, et il se pourrait fort que ces espèces présentent un mode de reproduction particulier, peut-être avec développement direct, sans stade têtard libre (voir ci-dessous).

D'entre les caractères ci-dessus mentionnés, le premier est certainement le plus significatif en termes phylogénétiques. L'omosternum non fourchu à la base de *Micrixalus* s. str. rapproche ce genre de la "lignée *Rana* s. str." des Raninae, étayant ainsi l'opinion de NOBLE (1931 : 521) qui écrivait : "*Micrixalus* is merely a group of small species of *Hylarana* lacking vomerine teeth". En revanche, l'omosternum fourchu à la base des espèces non indiennes rapproche celles-ci de la "lignée *Euphlyctis*" des Raninae, et suggère que leur place n'est pas dans la tribu des Ranini. Nous reviendrons ci-dessous sur ce groupe.

Le genre *Micrixalus*, tel que nous le comprenons, s'avère donc un strict endémique du sud de l'Inde, absent même de Ceylan (*I. sarasinorum* n'appartenant pas à ce genre). Ce genre de Raninae peut être distingué des autres genres de cette sous-famille par la combinaison de caractères donnée ci-dessous. Il est regrettable que le têtard d'une seule espèce de ce groupe, celui de *M. phyllophilus*, soit actuellement connu (SMITH, 1924 a), car il n'est pas certain que les caractères fort particuliers de ce têtard soient communs à toutes les espèces du genre.

Diagnose. - (1) Taille petite, ne dépassant pas 30 mm. (2) Omosternum osseux, non fourchu à la base, métasternum osseux. (3) Langue libre et bifide en arrière, portant parfois une papille pointue dans sa zone médiane antérieure. (4) Dents vomériennes absentes. (5) Tympan petit, indistinct ou caché. (6) Doigts libres, orteils palmés, les extrémités dilatées en disques arrondis,

portant un sillon circum-marginal. (7) Pas de tubercules surnuméraires sur la main et sur les doigts III et IV (voir INGER, 1954 : 344-348). (8) Phalanges terminales en forme de T. (9) Métatarsiens externes séparés par la palmure dans leur partie distale. (10) Peau dorsale lisse, généralement avec des replis latéro-dorsaux étroits et peu proéminents, mais très nets. (11) Peau ventrale lisse. (12) Mâles avec des sacs vocaux internes, dont les ouvertures sur les côtés du plancher buccal sont très petites (BOULENGER, 1882, 1890), et des callosités nuptiales bien développées sur le premier doigt (MYERS, 1942 b ; INGER et al., 1984), dépourvus de glandes fémorales. (13) Oeufs de grande taille, non pigmentés (INGER et al., 1984). (14) Le seul têtard connu de ce genre, celui de *M. phyllophilus*, est pourvu d'un bec corné et de plusieurs rangées de papilles buccales, mais ne possède qu'une rangée de denticules cornés faiblement développés à la mâchoire supérieure (SMITH, 1924 a).

Espèces incluses. - *Micrixalus fuscus* (Boulenger, 1882) ; *Micrixalus nudis* Pillai, 1978 ; *Micrixalus phyllophilus* (Jerdon, 1853) ; *Micrixalus saxicola* (Jerdon, 1853) ; *Micrixalus silvaticus* (Boulenger, 1882) ; *Micrixalus thampii* Pillai, 1981.

Tribu **PTYCHADENINI** nov.

Genre-type. - *Ptychadena* Boulenger, 1917 (espèce-type par désignation subséquente de BOULENGER, 1918 b : *Rana mascareniensis* Duméril & Bibron, 1841).

Genres inclus. - *Hildebrandtia* Nieden, 1907 (2 sous-genres) ; *Ptychadena* Boulenger, 1917.

Diagnose et discussion. - Cette tribu correspond au sous-groupe de la "lignée *Rana* s. str." comportant *Ptychadena* Boulenger, 1917, *Parkerana* Dubois, 1984, *Lanzarana* Clarke, 1982 et *Hildebrandtia* Nieden, 1907 défini et décrit par CLARKE (1981) parmi les Raninae africains, et caractérisé notamment par l'absence des os palatins, par la réduction ou l'absence de la plaque otique du squamosal, par la fusion de la huitième vertèbre présacrée avec la vertèbre sacrée, par la réduction des clavicules, habituellement soudées au bord antérieur des coracoïdes, et par la forme du stylet osseux du métasternum, de la protubérance dorsale de l'ilion, et du ptérygoïde (voir CLARKE, 1981).

Ce groupe n'est pas séparé des Ranini par un fossé phylogénétique, mais il est bien caractérisé, présent seulement en Afrique, et il n'a apparemment pas donné naissance à d'autres groupes. Le fait de reconnaître pour ce groupe une tribu distincte implique nécessairement de retirer toutes les espèces de ce groupe du genre *Rana*, où nous les avions jusqu'ici provisoirement maintenues (DUBOIS, 1981 b, 1984 a), et alors qu'il n'existe pas de coupure morphologique et écologique abrupte entre les différents groupes en question, mais plutôt un continuum qui va de *Rana* s. str. à *Hildebrandtia* en passant par *Ptychadena* et *Lanzarana* (CLARKE, 1981, 1982). Toutefois le risque d'introduire une instabilité nomenclaturale n'est ici pas très élevé, car ces groupes sont bien définis et traités comme des genres distincts de manière unanime par les batrachologues spécialistes d'Amphibiens d'Afrique depuis de nombreuses années déjà ; le dernier auteur, à part nous, à avoir traité *Hildebrandtia* et *Ptychadena* comme des sous-genres de *Rana* semble être MERTENS (1971). En conséquence, nous proposons de retirer les quatre taxons ci-dessus du genre *Rana* pour les placer dans une tribu distincte. Quant au rang à attribuer à ces quatre taxons, nous doutons qu'ils méritent tous le statut de genres, ces taxons étant étroitement apparentés d'un point de vue phylogénétique et n'étant pas tous séparés par des discontinuités écologiques. Nous estimons que cette question devra être réexaminée en détail, à la lumière des critères que nous

avons proposés pour définir les genres (DUBOIS, 1982 a, 1983 a, 1985 b), mais en attendant nous proposons d'adopter, une fois de plus, une position intermédiaire, en reconnaissant provisoirement deux genres, *Ptychadena* et *Hildebrandtia,* correspondant aux deux types fondamentaux d'écologies (espèces terricoles et sauteuses ; espèces fouisseuses) qui sont représentés dans ce groupe. Deux sous-genres, *Hildebrandtia* et *Lanzarana,* peuvent être reconnus au sein du genre *Hildebrandtia.* Quant à *Parkerana,* nous le considérons ici comme un strict synonyme de *Ptychadena,* les caractères invoqués par DREWES (1984) étant à notre avis insuffisants, en termes morphologiques et écologiques, pour séparer deux taxons de rang générique ou subgénérique.

Espèces incluses. - (1) Genre *Hildebrandtia* Nieden, 1907. - (a) Sous-genre *Hildebrandtia* Nieden, 1907 : *Hildebrandtia (Hildebrandtia) macrotympanum* (Boulenger, 1912) ; *Hildebrandtia (Hildebrandtia) ornata* (Peters, 1878) ; *Hildebrandtia (Hildebrandtia) ornatissima* (Bocage, 1879). - (b) Sous-genre *Lanzarana* Clarke, 1982 : *Hildebrandtia (Lanzarana) largeni* Lanza, 1978.

(2) Genre *Ptychadena* Boulenger, 1917 : voir la liste des espèces de ce genre dans FROST (1985 : 470-477).

Tribu **TOMOPTERNINI** nov.

Genre-type. - *Tomopterna* Duméril & Bibron, 1841 (espèce-type par désignation subséquente de BOULENGER, 1918 b : *Pyxicephalus delalandii* Tschudi, 1838), seul genre de la tribu.

Diagnose et discussion. - CLARKE (1981) a montré que ce groupe occupe une position phylogénétique relativement isolée au sein des Raninae africains, étant en quelque sorte intermédiaire entre les "lignées" "*Rana* s. str." et "*Euphlyctis*" et constituant à lui seul ce que nous avons appelé ci-dessus la "lignée *Tomopterna*". Ce groupe est caractérisé par la présence d'un grand nombre de caractères primitifs, communs avec divers autres taxons des deux autres lignées, et par relativement peu de caractères dérivés propres (forme du parasphénoïde et du ptérygoïde, et positions respectives de ces deux os ; forme de la protubérance dorsale de l'ilion ; voir CLARKE, 1981).

CLARKE (1981 : 324) a de plus signalé l'existence de différences, notamment dans la forme de l'ilion, entre les *Tomopterna* d'Afrique, d'une part, et celles d'Asie et de Madagascar, d'autre part, et suggéré que les deux groupes pourraient être considérés comme des sous-genres ou, "less desirably", des genres distincts. Le nom *Sphaeroteca* Günther, 1859 (espèce-type par monotypie : *Sphaeroteca strigata* Günther, 1859) étant disponible pour le groupe asiatique, nous proposons de traiter les deux groupes comme deux sous-genres d'un même genre. Les formes asiatiques de ce genre sont encore mal connues, et ont besoin d'une révision (voir à ce sujet DUBOIS, 1983 c). Pour l'instant, nous jugeons préférable de ne reconnaître dans ce groupe que deux espèces, dont l'une, *Tomopterna breviceps,* devra certainement être subdivisée, mais peut-être pas du tout selon les noms spécifiques proposés pour les formes de ce groupe dans le passé. En ce qui concerne la deuxième forme, *Tomopterna rolandae,* que nous avions décrite comme une sous-espèce de la première (DUBOIS, 1983 c), nous suivons ici DUTTA (in FROST, 1985 : 523) pour l'élever au rang spécifique, puisque selon cet auteur (DUTTA, 1985) les deux formes cohabitent dans le sud-est de l'Inde.

Espèces incluses. - (1) Sous-genre *Tomopterna* Duméril & Bibron, 1841 : *Tomopterna (Tomopterna) cryptotis* (Boulenger, 1907) ; *Tomopterna (Tomopterna) delalandii* (Tschudi, 1838) ; *Tomopterna (Tomopterna) krugerensis* Passmore & Carruthers, 1975 ; *Tomopterna (Tomo-*

pterna) marmorata (Peters, 1854) ; *Tomopterna (Tomopterna) natalensis* (Smith, 1849) ; *Tomopterna (Tomopterna) tuberculosa* (Boulenger, 1882).

(2) Sous-genre *Sphaeroteca* Günther, 1859 : *Tomopterna (Sphaeroteca) breviceps* (Schneider, 1799) ; *Tomopterna (Sphaeroteca) labrosa* Cope, 1868 ; *Tomopterna (Sphaeroteca) rolandae* (Dubois, 1983). - Incertae sedis et synonymes (voir DUBOIS, 1983 c, 1984 e) : *Rana dobsonii* Boulenger, 1882 ; *Pyxicephalus fodiens* Jerdon, 1853; *Pyxicephalus frithi* Theobald, 1868 ; *Rana leucorhynchus* Rao, 1937 ; *Pyxicephalus pluvialis* Jerdon, 1853 ; *Tomopterna strachani* Murray, 1884 ; *Sphaeroteca strigata* Günther, 1859 ; *Rana swani* Myers & Leviton, 1956 ; *Rana variegata* Gravenhorst, 1829.

Tribu **DICROGLOSSINI** Anderson, 1871 (emend. nov.)

Genre-type. - *Dicroglossus* Günther, 1860 (espèce-type par monotypie : *Dicroglossus adolfi* Günther, 1860).

Genres inclus. - *Ceratobatrachus* Boulenger, 1884 ; *Conraua* Nieden, 1908 ; *Discodeles* Boulenger, 1918 ; *Limnonectes* Fitzinger, 1843 (5 sous-genres) ; *Occidozyga* Kuhl & Van Hasselt, 1822 (2 sous-genres) ; *Palmatorappia* Ahl, 1927 ; *Phrynoglossus* Peters, 1867 ; *Platymantis* Günther, 1859 ; et le nouveau genre nommé ci-dessous.

Diagnose et discussion. - Cette tribu correspond au sous-groupe de la "lignée *Euphlyctis*" comportant *"Euphlyctis"* et *Conraua* défini et décrit par CLARKE (1981) parmi les Raninae africains, auxquels sont adjoints les groupes asiatiques qui en sont manifestement voisins. Les espèces de ce groupe ont une ceinture scapulaire firmisterne arcizone (voir DECKERT, 1938 ; DUBOIS, 1975), un omosternum généralement modérément ou fortement bifurqué à la base et des nasaux habituellement de grande taille, généralement en contact l'un avec l'autre et avec les fronto-pariétaux.

Cette tribu correspond partiellement au groupe reconnu par NOBLE (1931) sous le nom de "Cornuferinae". Tel qu'il était conçu par cet auteur, et par LAURENT (1986) sous le nom de "Platymantini", ce groupe était artificiel et hétérogène, mais, si l'on prend soin d'en retirer certains taxons *(Hylarana, Amolops, Staurois, Micrixalus)*, qui n'en font manifestement pas partie, il correspond à une lignée homogène. Cette lignée comporte un nombre élevé d'espèces asiatiques qui ont jusqu'à présent été maintenues par quasiment tous les auteurs dans le genre *Rana*, et qu'il est maintenant nécessaire de retirer de ce genre : comme nous l'avons vu, leur maintien dans *Rana* rendrait ce genre polyphylétique. Ces espèces sont ci-dessous réparties dans trois genres, dont un nouveau genre comportant un petit nombre d'espèces et un genre très vaste, *Limnonectes*, dans lequel nous reconnaissons cinq sous-genres, et qui regroupe encore plusieurs dizaines d'espèces asiatiques et quelques espèces africaines. Ce genre, correspondant aux espèces de l'ancien genre *Rana* à ceinture scapulaire arcizone, omosternum fourchu à la base et nasaux importants et jointifs, est quasiment vicariant du véritable genre *Rana*, à ceinture scapulaire laxizone, omosternum non fourchu à la base et nasaux petits et séparés, dont il possède en gros l'écologie : le premier est abondant en Asie tropicale et représenté de manière quasi-accidentelle en Afrique, alors que le deuxième est présent dans le paléarctique et le néarctique, et de manière périphérique en Amérique centrale et en Afrique.

Nous ne reconnaissons pas pour l'instant le genre *Elachyglossa* Ansersson, 1916, fondé sur un spécimen unique jamais réétudié depuis sa description originale, et qui pourrait bien s'avérer n'être qu'un juvénile d'une espèce de *Limnonectes.*

Le premier nom disponible pour cette tribu (voir DUBOIS, 1984 d) est celui de Dicroglossidae Anderson, 1871, un nom proposé sans aucune diagnose mais manifestement fondé sur le nom générique *Dicroglossus* Günther, 1860, un strict synonyme d'*Euphlyctis* Fitzinger, 1843 (voir DUBOIS, 1975). Les noms Ceratobatrachidae Boulenger, 1884, Cornuferinae Noble, 1931 et "Platymantinae" Savage, 1973 (nomen nudum) en sont synonymes (voir DUBOIS, 1984 d).

Genre **OCCIDOZYGA** Kuhl & Van Hasselt, 1822

Espèce-type. - *Rana lima* Gravenhorst, 1829, par désignation subséquente (sous *Oxydozyga* Tschudi, 1838) de STEJNEGER (1925) (vois DUBOIS, 1982 b).

Discussion. - Nous avons expliqué ailleurs (DUBOIS, 1982 b) pourquoi l'orthographe originale correcte, au sens du *Code*, du nom de ce genre est *Occidozyga* et non pas *Ooeidozyga* ou *Oxydozyga.*

Nous n'adoptons pas ici la conception de ce genre préconisée par INGER (1954, 1966), qui y incluait aussi bien *Rana lima* Gravenhorst, 1829 que *Oxyglossus laevis* Günther, 1859 et les espèces voisines, c'est-à-dire toutes les espèces dont le têtard a une bouche dépourvue de denticules cornés et de papilles, et une mâchoire inférieure en forme de fer à cheval. Nous suivons ici SMITH (1931) et TAYLOR (1962) pour reconnaître que les deux espèces citées ci-dessus manifestent des différences significatives dans leurs morphologies, dont les plus importantes sont l'habitus d'ensemble, la forme de la langue, la forme des extrémités des doigts et orteils et l'extension de la palmure, et pour placer *O. laevis* et les espèces voisines dans un genre distinct, pour lequel le nom *Phrynoglossus* Peters, 1867 est disponible.

En revanche, nous proposons de réunir au genre *Occidozyga*, tout en lui laissant le statut de sous-genre distinct, l'ensemble des espèces du groupe de *Rana (Euphlyctis) cyanophlyctis* de notre travail de 1981 b, correspondant aux *"Ranae hexadactylae"* de BOULENGER (1920). En effet nous estimons que le fossé morphologique et écologique qui sépare ce groupe du groupe le plus voisin de l'ancien sous-genre *Euphlyctis*, le groupe des *"Ranae tigrinae"* de BOULENGER (1920), est plus important que celui qui le sépare de *Occidozyga lima*, et aussi que celui qui sépare les différents groupes d'espèces que nous incluons ci-dessous dans le genre *Limnonectes.*

Le genre *Occidozyga*, tel que nous le définissons ici, peut être distingué des genres voisins *Phrynoglossus* et *Limnonectes* par la combinaison suivante de caractères : (1) persistance de la ligne latérale chez l'adulte ; (2) morphologie du pied, complètement palmé, avec un orteil IV particulièrement court, et un tubercule métatarsien interne petit mais très proéminent, digitiforme (voir p. ex. la fig 2 dans ANNANDALE, 1919 : 122) ; (3) extrémités des doigts et des orteils pointues ; (4) morphologie de la bouche du têtard (voir ci-dessous).

Nous reconnaissons au sein de ce genre deux sous-genres distincts, dont nous donnons ci-dessous les diagnoses et les contenus. Une partie au moins de ces différences semblent pouvoir être attribuées à de simples phénomènes d'aneuchronie (voir DUBOIS, 1986 c).

Sous-genre **OCCIDOZYGA** Kuhl & Van Hasselt, 1822

Espèce incluse. - *Occidozyga (Occidozyga) lima* (Gravenhorst, 1829).

Diagnose et discussion. - *Occidozyga lima* possède une morphologie d'ensemble très similaire, en plus petit, à celle des espèces du sous-genre *Euphlyctis*, dont elle se distingue par la com-

binaison suivante de caractères : (1) absence de dents vomériennes ; (2) ossification moins poussée, notamment en ce qui concerne le métasternum, qui apparaît souvent entièrement cartilagineux (mais voir SMITH, 1931) ; (3) langue pointue à son extrémité, libre dans toute sa partie postérieure ; (4) tympan indistinct ; (5) présence de sacs vocaux internes, non externes, et de callosités nuptiales sur le premier doigt, chez les mâles reproducteurs ; (6) morphologie de la bouche du têtard, dépourvue de denticules cornés et de papilles, avec lèvre inférieure en forme de fer à cheval (SMITH, 1916 ; POPE, 1931).

Sous-genre **EUPHLYCTIS** Fitzinger, 1843

Espèce-type. - *Rana leschenaultii* Duméril & Bibron, 1841, par désignation originale.

Espèces incluses. - *Occidozyga (Euphlyctis) cornii* (Scortecci, 1929) ; *Occidozyga (Euphlyctis) cyanophlyctis* (Schneider, 1799) ; *Occidozyga (Euphlyctis) ehrenbergii* (Peters, 1863) ; *Occidozyga (Euphlyctis) hexadactyla* (Lesson, 1834).

Diagnose et discussion. - *Occidozyga cyanophlyctis*, *Occidozyga hexadactyla* et les espèces voisines se distinguent de *Occidozyga lima* par la combinaison suivante de caractères : (1) dents vomériennes présentes ; (2) ossification plus poussée, notamment avec métasternum entièrement ossifié ; (3) langue échancrée à son extrémité ; (4) tympan distinct ; (5) mâle dépourvu de callosités mais avec des sacs vocaux externes, faisant saillie par deux fentes sur les côtés de la gorge ; (6) morphologie très particulière de la bouche du têtard (voir p. ex. ANNANDALE & RAO, 1918 ; KIRTISINGHE, 1957).

Genre **PHRYNOGLOSSUS** Peters, 1867

Espèce-type. - *Phrynoglossus martensii* Peters, 1867, par monotypie.

Diagnose et discussion. - Nous suivons ici SMITH (1931) et TAYLOR (1962) pour attribuer le statut générique à ce groupe, qui se distingue du genre *Occidozyga* par la combinaison suivante de caractères : (1) dents vomériennes absentes ; (2) langue ovale, arrondie ou légèrement échancrée à son extrémité, libre dans son tiers postérieur seulement ; (3) extrémités des doigts et des orteils arrondies ou avec des disques différenciés dépourvus de sillons circummarginaux ; (4) palmure importante à faible ; (5) tympan indistinct.

Selon INGER (1954 : 251), il existe une forte tendance à l'intersexualité chez au moins une des espèces de ce genre, *Phrynoglossus laevis*.

Nous expliquons ci-dessus pourquoi nous rapportons l'espèce *Micrixalus borealis* Annandale, 1912 à ce groupe. Cette espèce partage avec *Micrixalus diminutivus* Taylor, 1922 le fait de posséder une proéminence osseuse simple à l'extrémité antérieure de la mandibule. Pour cette raison nous réunissons ces deux espèces dans un groupe d'espèces à part, et toutes les autres espèces du genre dans un deuxième groupe d'espèces.

Espèces incluses. - (1) Groupe de *Phrynoglossus laevis* (Günther, 1859) : *Phrynoglossus baluensis* (Boulenger, 1896) ; *Phrynoglossus celebensis* (Smith, 1927) ; *Phrynoglossus floresianus* (Mertens, 1927) ; *Phrynoglossus laevis* (Günther, 1859) ; *Phrynoglossus magnapustulosus* (Taylor & Elbel, 1958) ; *Phrynoglossus martensii* Peters, 1867 ; *Phrynoglossus semipalmatus* (Smith, 1927) ; ? *Phrynoglossus vittatus* (Andersson, 1942).

(2) Groupe de *Phrynoglossus borealis* (Annandale, 1912) : *Phrynoglossus borealis* (Annandale, 1912) ; *Phrynoglossus diminutivus* (Taylor, 1922).

Genre **Limnonectes** Fitzinger, 1843

Espèce-type. - *Rana kuhlii* Tschudi, 1838, par désignation originale.

Sous-genres inclus. - *Fejervarya* Bolkay, 1915 ; *Hoplobatrachus* Peters, 1863 ; *Limnonectes* Fitzinger, 1843 ; et les deux nouveaux sous-genres nommés ci-dessous.

Discussion. - Ce genre regroupe la majorité des espèces retirées dans le présent travail du genre *Rana* en raison de leur ceinture scapulaire arcizone, de leur omosternum nettement fourchu à la base et de leurs nasaux importants et jointifs. Bien qu'il puisse être subdivisé en cinq sous-genres, dont deux peuvent également être subdivisés en groupes d'espèces, il s'agit d'un ensemble homogène, dont les sous-ensembles ne sont pas séparés par des discontinuités morphologiques et écologiques, et ne devront pas à l'avenir être élevés au rang générique (sauf si l'on démontrait que cet ensemble est en réalité polyphylétique).

Sous-genre **Hoplobatrachus** Peters, 1863

Espèce-type. - *Hoplobatrachus ceylanicus* Peters, 1863, par monotypie.

Discussion. - Ce sous-genre est celui du genre *Limnonectes* qui se rapproche le plus du sous-genre *Euphlyctis* du genre *Occidozyga* tel que nous l'avons défini ci-dessus. Il s'en sépare notamment par l'absence de ligne latérale chez l'adulte, les caractères sexuels secondaires mâles et la morphologie du têtard.

Ce sous-groupe correspond aux sous-groupes de *Rana tigerina* et de *Rana occipitalis* de notre ancien groupe de *Rana (Euphlyctis) tigerina* (Dubois, 1981 b). Ces deux sous-groupes sont ici élevés au rang de groupes d'espèces.

Nous rapportons ici pour la première fois l'espèce nominale *Rana nantaiwuensis* Hsü, 1930 à ce sous-genre. Ce nom avait été placé par Pope & Boring (1940) et Bourret (1942) dans la synonymie de *Rana spinosa* David, 1875, mais, comme nous l'avions déjà noté (Dubois, 1975), l'examen du texte original et de la figure de Hsü (1930) nous a convaincu qu'elle n'appartient nullement au sous-genre *Paa*, et nous estimons que ce nom devra être pris en compte lors d'une révision spécifique du groupe de *Limnonectes tigerinus*. Une telle révision est indispensable, et devra se fonder sur un matériel abondant récolté dans toute l'aire de répartition du groupe, et sur des travaux de terrain. Dans la liste ci-dessous nous faisons figurer, outre les noms des bonnes espèces bien connues, tous ceux dont le statut est actuellement douteux, et devra être élucidé. Les raisons pour associer les noms *Rana agricola* Jerdon, 1853 et *Rana gracilis* var. *pulla* Stoliczka, 1870 à ce groupe ont été données ailleurs (Dubois, 1984 e).

Espèces incluses. - (1) Groupe de *Limnonectes (Hoplobatrachus) tigerinus* (Daudin, 1802) : *Limnonectes (Hoplobatrachus) cancrivorus* (Gravenhorst, 1829) ; *Limnonectes (Hoplobatrachus) crassus* (Jerdon, 1853) ; *Limnonectes (Hoplobatrachus) raja* (Smith, 1930) ; *Limnonectes (Hoplobatrachus) rugulosus* (Wiegmann, 1835) ; *Limnonectes (Hoplobatrachus) tigerinus* (Daudin, 1802) ; *Limnonectes (Hoplobatrachus) verruculosus* (Roux, 1911). - Incertae sedis et/ou synonymes : *Rana agricola* Jerdon, 1853 ; *Rana tigrina* var. *angustopalmata* Van Kampen, 1907 ; *Rana bragantina* Bocage, 1864 ; *Rana burkilli* Annandale, 1910 ; *Hoplobatrachus ceylanicus* Peters, 1863 ; *Rana hydraletis* Peters, 1863 ; *Rana moodiei* Taylor, 1920 ; *Rana nantaiwuensis* Hsü, 1930 ; *Rana tigrina* var. *pantherina* Steindachner, 1867 ; *Rana picta* Gravenhorst, 1829 ; *Rana gracilis* var. *pulla* Stoliczka, 1870 ; *Rana schlueteri* Werner, 1893.

(2) Groupe de *Limnonectes (Hoplobatrachus) occipitalis* (Günther, 1859) : *Limnonectes (Hoplobatrachus) demarchii* (Scortecci, 1929) ; *Limnonectes (Hoplobatrachus) occipitalis* (Günther, 1859).

Sous-genre **FEJERVARYA** Bolkay, 1915

Espèce-type. - *Rana limnocharis* Gravenhorst, 1829, par désignation subséquente de DUBOIS (1981 b).

Discussion. - Nous avons récemment consacré une note préliminaire à ce sous-genre (DUBOIS, 1984 e). Notons ici que celui-ci n'est pas séparé par un fossé important des deux sous-genres "adjacents". Ainsi, il est "relié" au sous-genre *Hoplobatrachus* par l'espèce *Limnonectes cancrivorus,* dont le têtard est bien plus similaire à ceux des espèces de *Fejervarya* qu'à ceux du groupe de *Limnonectes (Hoplobatrachus) tigerinus* (voir ANNANDALE, 1918 b). De même, ce sous-genre est "relié" par *Limnonectes doriae* au sous-genre nouveau nommé ci-dessous. Il serait donc erroné, dans l'état actuel des connaissances, d'élever ces sous-genres au rang de genres.

Espèces incluses. - *Limnonectes (Fejervarya) andamanensis* (Stoliczka, 1870) ; *Limnonectes (Fejervarya) greenii* (Boulenger, 1904) ; *Limnonectes (Fejervarya) keralensis* (Dubois, 1981) ; *Limnonectes (Fejervarya) limnocharis* (Gravenhorst, 1829) ; *Limnonectes (Fejervarya) murthii* (Pillai, 1979) ; *Limnonectes (Fejervarya) nepalensis* (Dubois, 1975) ; *Limnonectes (Fejervarya) nilagirica* (Jerdon, 1853) ; *Limnonectes (Fejervarya) pierrei* (Dubois, 1975) ; *Limnonectes (Fejervarya) rufescens* (Jerdon, 1853) ; *Limnonectes (Fejervarya) syhadrensis* (Annandale, 1919) ; *Limnonectes (Fejervarya) teraiensis* (Dubois, 1984) ; *Limnonectes (Fejervarya) vittiger* (Wiegmann, 1835) - Incertae sedis et/ou synonymes (voir DUBOIS, 1984 e) : *Rana agricola* Jerdon, 1853 ; *Rana altilabris* Blyth, 1855 ; *Rana assimilis* Blyth, 1852 ; *Rana brevipalmata* Peters, 1871 ; *Pyxicephalus frithi* Theobald, 1868 ; *Rana gracilis* Wiegmann, 1835 ; *Rana limnocharis mysorensis* Rao, 1922 ; *Rana gracilis* var *nicobariensis* Stoliczka, 1870 ; *Rana parambikulamana* Rao, 1937 ; *Rana gracilis* var. *pulla* Stoliczka, 1870 ; *Rana sauriceps* Rao, 1937 ; *Rana wasl* Annandale, 1917.

Sous-genre **BOURRETIA** nov.

Espèce-type. - *Rana toumanoffi* Bourret, 1941.

Diagnose et discussion. - Ce sous-genre se distingue des sous-genres voisins par la combinaison suivante de caractères : (1) présence de petits disques à l'extrémité des doigts et orteils ; (2) mâle à tête élargie et avec des saillies odontoïdes à l'extrémité de la mandibule (sauf chez *Limnonectes doriae*), portant une protubérance céphalique post-orbitale, parfois très importante (sauf chez *Limnonectes doriae* et *Limnonectes kohchangae).*

Ce sous-genre correspond au groupe de *Rana doriae* de SMITH (1922 b-c) et BOURRET (1942), qui était inclus par BOULENGER (1920) dans ses *"Ranae grunnientes".* La plupart des espèces de ce groupe présentent des caractères sexuels secondaires mâles uniques chez les Amphibiens. Toutefois deux espèces, *L. doriae* et *L. kohchangae,* qui appartiennent manifestement au groupe à en juger par tous leurs autres caractères, et dont les femelles sont difficiles à distinguer de celles des autres espèces du groupe, ne présentent pas ces particularités, ou ne les présentent que partiellement, et font la transition avec le sous-genre *Fejervarya.* N'étaient la présence de dilatations à l'extrémité des doigts et orteils, l'espèce

L. doriae se rapproche fort, par l'ensemble de sa morphologie, du sous-genre *Fejervarya,* dans lequel on la placerait sans hésiter si les autres espèces de *Bourretia* n'étaient pas connues. Ce fait souligne une fois de plus l'absence de discontinuités entre les sous-genres ici reconnus dans le genre *Limnonectes,* qu'il ne serait nullement judicieux, dans l'état actuel des connaissances, d'élever au rang de genres.
Espèces incluses. - *Limnonectes (Bourretia) dabanus* (Smith, 1922) ; *Limnonectes (Bourretia) doriae* (Boulenger, 1887) ; *Limnonectes (Bourretia) kohchangae* (Smith, 1922) ; *Limnonectes (Bourretia) macrognathus* (Boulenger, 1917) ; *Limnonectes (Bourretia) mawphlangensis* (Pillai & Chanda, 1977) ; *Limnonectes (Bourretia) pileatus* (Boulenger, 1916) ; *Limnonectes (Bourretia) plicatellus* (Stoliczka, 1873) ; *Limnonectes (Bourretia) toumanoffi* (Bourret, 1941).
Etymologie du nom subgénérique. - Ce sous-genre est dédié à René BOURRET, qui, au cours de ses recherches sur les Amphibiens d'Indochine, a décrit l'espèce de ce groupe dont les caractères sexuels secondaires mâles sont les plus marqués.

Sous-genre **LIMNONECTES** Fitzinger, 1843

Espèce-type. - *Rana kuhlii* Tschudi, 1838, par désignation originale.
Discussion. - Dans son remarquable travail récent sur les têtards de Bornéo, INGER (1985) a montré que la distinction entre les groupes des *"Ranae grunnientes"* et des *"Ranae kuhlianae"* tels qu'ils sont définis par BOULENGER (1920), déjà relativement imprécise, est rendue encore plus difficile si l'on examine la morphologie larvaire. Il est certain que le fossé entre ces deux groupes, s'il existe, est peu important, et nous suivons donc ici INGER (1985) pour réunir dans un même taxon l'ensemble des espèces de ces deux groupes. Nous attribuons à ce taxon le rang de sous-genre au sein du genre *Limnonectes* et nous donnons ci-dessous la liste des espèces nominales que nous rapportons à ce sous-genre (y compris les synonymes et les noms dont le statut est actuellement incertain), et que nous répartissons, en nous fondant sur les travaux de BOULENGER (1920), BOURRET (1942), INGER (1954, 1966, 1985), TAYLOR (1962) et DRING (1979), en trois groupes d'espèces.

Le premier groupe d'espèces, celui de *Limnonectes grunniens,* correspond à une partie du groupe des *"Ranae grunnientes"* de BOULENGER (1920). Il comporte des espèces, pour la plupart de grande taille, voisines de *Limnonectes grunniens* et de *Limnonectes macrodon.*

Le deuxième groupe d'espèces, celui de *Limnonectes kuhlii,* correspond aux *"Ranae kuhlianae"* de BOULENGER (1920), et au sous-genre *Limnonectes* au sens restreint de DUBOIS (1981 b).

Le troisième groupe d'espèces, enfin, celui de *Limnonectes microdiscus,* qui était inclus par BOULENGER (1920) dans ses *"Ranae grunnientes",* correspond au *"microdisca* Artenkreis" (superspecies de *Rana microdisca)* de INGER (1966), auquel sont ici adjointes quelques autres espèces manifestement voisines. Les "sous-espèces" de INGER (1954, 1966) correspondent en fait à des "prospecies" (voir BERNARDI, 1980), et sont ici traitées d'un point de vue nomenclatural comme des espèces. Les espèces de ce groupe semblent avoir un mode de reproduction inhabituel pour le genre *Limnonectes,* avec de gros œufs peu nombreux, pigmentés ou non, qui donnent naissance à des têtards libres (INGER, 1954, 1966). Chez *Limnonectes finchi,* ces têtards seraient transportés à l'eau sur le dos du mâle (INGER, 1966 : 221).

Seule une révision de l'ensemble de ce sous-genre permettra de préciser la taxinomie de celui-ci au niveau spécifique et subspécifique.

Espèces incluses. - (1) Groupe de *Limnonectes (Limnonectes) grunniens* (Latreille, 1801) : *Limnonectes (Limnonectes) acanthi* (Taylor, 1923) ; *Limnonectes (Limnonectes) blythii* (Boulenger, 1920) ; *Limnonectes (Limnonectes) grunniens* (Latreille, 1801) ; *Limnonectes (Limnonectes) heinrichi* (Ahl, 1933) ; *Limnonectes (Limnonectes) ingeri* (Kiew, 1978) ; *Limnonectes (Limnonectes) kenepaiensis* (Inger, 1966) ; *Limnonectes (Limnonectes) khammonensis* (Smith, 1929) ; *Limnonectes (Limnonectes) macrocephalus* (Inger, 1954) ; *Limnonectes (Limnonectes) macrodon* (Duméril & Bibron, 1841) ; *Limnonectes (Limnonectes) magnus* (Stejneger, 1909) ; *Limnonectes (Limnonectes) malesianus* (Kiew, 1984) ; *Limnonectes (Limnonectes) microtympanum* (Van Kampen, 1907) ; *Limnonectes (Limnonectes) modestus* (Boulenger, 1882) ; *Limnonectes (Limnonectes) paramacrodon* (Inger, 1966) ; *Limnonectes (Limnonectes) visayanus* (Inger, 1954). - Incertae sedis et/ou synonymes : *Rana fusca* Blyth, 1855 ; *Rana hydromedusa* Tschudi, 1838 ; *Rana macrodon* var. *leporina* Andersson, 1923 ; *Rana subsaltans* Gravenhorst, 1829.

(2) Groupe de *Limnonectes (Limnonectes) kuhlii* (Tschudi, 1838) : *Limnonectes (Limnonectes) corrugatus* (Peters, 1863) ; *Limnonectes (Limnonectes) diuata* (Brown & Alcala, 1977) ; *Limnonectes (Limnonectes) fragilis* (Liu & Hu, 1973) ; *Limnonectes (Limnonectes) ibanorum* (Inger, 1964) ; *Limnonectes (Limnonectes) khasiensis* (Anderson, 1871) ; *Limnonectes (Limnonectes) kuhlii* (Tschudi, 1838) ; *Limnonectes (Limnonectes) laticeps* (Boulenger, 1882) ; *Limnonectes (Limnonectes) namiyei* (Stejneger, 1901) ; *Limnonectes (Limnonectes) nitidus* (Smedley, 1931) ; *Limnonectes (Limnonectes) tweediei* (Smith, 1935). - Incertae sedis et/ou synonymes : *Rana conspicillata* Günther, 1872 ; *Rana paradoxa* Mocquard, 1890 ; *Nyctibatrachus sinensis* Werner, 1934.

(3) Groupe de *Limnonectes (Limnonectes) microdiscus* (Boettger, 1892) : *Limnonectes (Limnonectes) arathooni* (Smith, 1927) ; *Limnonectes (Limnonectes) dammermani* (Mertens, 1929) ; *Limnonectes (Limnonectes) finchi* (Inger, 1966) ; *Limnonectes (Limnonectes) leytensis* (Boettger, 1893) ; *Limnonectes (Limnonectes) micrixalus* (Taylor, 1923) ; *Limnonectes (Limnonectes) microdiscus* (Boettger, 1892) ; *Limnonectes (Limnonectes) palavanensis* (Boulenger, 1894) ; *Limnonectes (Limnonectes) parvus* (Taylor, 1920) ; *Limnonectes (Limnonectes) timorensis* (Smith, 1927) ; *Limnonectes (Limnonectes) woodworthi* (Taylor, 1923). - Incertae sedis : *Hylarana mindanensis* Girard, 1853.

Sous-genre **TAYLORANA** nov.

Espèce-type. - *Polypedates hascheanus* Stoliczka, 1870.

Diagnose et discussion. - D'un point de vue morphologique, l'espèce-type de ce sous-genre est manifestement voisine du sous-genre nominatif du genre *Limnonectes*, dont elle est très probablement issue. Elle possède notamment des caractères sexuels secondaires mâles (peau des côtés de la gorge plissée longitudinalement, tête élargie, présence de deux proéminences osseuses odontoïdes pointues à l'avant de la mandibule, celles-ci étant à peine esquissées chez la femelle, et absentes chez le jeune) qui la rapprochent de ce groupe. Toutefois elle présente des œufs peu nombreux, entièrement dépigmentés et de grosse taille (3 mm de diamètre chez des femelles de 32 à 35 mm), qui sont atypiques pour ce groupe. Selon TAYLOR (1962 : 415-416), le développement de cette espèce est direct et se déroule intégralement à l'intérieur des œufs, qui sont pondus dans des trous dans le sol sous des feuilles mortes en forêt. Un tel mode de reproduction et de développement traduit une divergence importante par rapport aux autres espèces du genre *Limnonectes*, dont par ailleurs cette espèce, ainsi que la forme voisine (ou synonyme ?) *Limnonectes limborgii*, partage la morphologie

d'ensemble, et mérite d'être traduite dans la classification. Il est regrettable toutefois que TAYLOR (1962) n'ait pas figuré les embryons attribués à cette espèce, ni indiqué si ceux-ci étaient conservés dans une collection, et laquelle.

Espèces incluses. - *Limnonectes (Taylorana) hascheanus* (Stoliczka, 1870) ; *Limnonectes (Taylorana) limborgii* (Sclater, 1892).

Etymologie du nom subgénérique. - Le sous-genre *Taylorana* est dédié à la mémoire de Edward H. TAYLOR, à qui l'on doit de nombreuses récoltes et études d'Amphibiens dans diverses régions du monde, notamment en Asie du sud-est, et la description du développement de *Limnonectes hascheanus.*

Genre **INGERANA** nov.

Espèce-type. - *Rana tenasserimensis* Sclater, 1892.

Diagnose. - Ce genre se distingue des autres genres de Raninae par la combinaison suivante de caractères : (1) taille petite, ne dépassant pas 40 mm ; (2) omosternum osseux, fourchu à la base, métasternum osseux ; (3) langue libre, plus ou moins échancrée en arrière, portant parfois une papille dans sa zone médiane antérieure (chez *Ingerana liui,* selon YANG, 1983) ; (4) dents vomériennes en général présentes, parfois absentes (chez *Ingerana xizangensis,* selon HU in ANONYME, 1977, et chez certains individus de *Ingerana tenasserimensis,* selon SCLATER, 1892, ANNANDALE, 1912, SMITH, 1930, BOURRET, 1942 et TAYLOR, 1962) ; (5) tympan distinct, bien developpé, mesurant de la moitié aux deux tiers du diamètre de l'œil ; (6) doigts libres, orteils palmés ou non, les extrémités pouvant ou non porter des disques arrondis avec un sillon circum-marginal ; (7) pas de tubercules surnuméraires sur la main et sur les doigts III et IV (voir INGER, 1954 : 344-348) ; (8) phalanges terminales en forme de T ; (9) métatarsiens externes soudés sur toute leur longueur ou dans leur portion proximale ; (10) peau dorsale chagrinée, ou couverte d'un réticulum de petits plis glandulaires fins ; (11) peau ventrale lisse ou granuleuse ; (12) mâles généralement dépourvus de sacs vocaux (sauf chez *Ingerana baluensis,* selon INGER, 1966), avec ou sans callosités nuptiales sur le premier doigt (présentes chez *Ingerana tasanae* selon SMITH, 1921, 1930, et chez *Ingerana mariae* selon INGER, 1954), dépourvus de glandes fémorales ; (13) œufs peu nombreux, de grande taille (diamètre du vitellus mesurant de 2 à 3 mm), non pigmentés.

Discussion. - Nous avons exposé plus haut les raisons pour lesquelles nous retirons les sept espèces dont il est ici question des genres *Micrixalus* et *Rana* pour les réunir dans un genre à part. Nous plaçons ce genre dans la tribu des Dicroglossini en raison de son omosternum fourchu à la base, de l'absence de glandes fémorales chez les mâles et de ses gros œufs non pigmentés.

Le genre ainsi défini regroupe sept espèces retirées des genres *Micrixalus* et *Rana,* et qui n'ont pas leur place dans d'autres genres asiatiques de Raninae, tels que *Occidozyga, Amolops, Staurois, Limnonectes, Ranixalus* ou *Platymantis.* Il reste que cet ensemble est encore hétérogène, divers caractères, tels que la présence et l'extension de la palmure, la présence et la morphologie des disques digitaux, la présence des dents vomériennes, d'une papille linguale, de sacs vocaux et de callosités nuptiales chez les mâles, étant apparemment répartis en mosaïque parmi l'ensemble des espèces de ce groupe. Il est possible que ce dernier soit en réalité polyphylétique et doive être démantelé en plusieurs genres dans l'avenir. Pour

l'instant nous nous contenterons de le subdiviser en deux sous-genres, en fonction de la présence ou de l'absence de disques différenciés, portant un sillon circum-marginal, à l'extrémité des doigts et orteils. Ce caractère traduit une divergence écologique sensible et est employé pour séparer des sous-genres dans d'autres genres d'Amplibiens (par exemple *Rana* s.str. et *Hylarana*).

Ces espèces sont encore fort mal connues, comme en témoigne le fait que le mode de reproduction et de développement d'aucune d'entre elles n'a jusqu'à présent été décrit. Toutes ces espèces ont des œufs de grosse taille, non pigmentés. Chez 4 femelles adultes (SVL : 23-25 mm) de *Ingerana tenasserimensis*, TAYLOR (1962 : 462) a trouvé seulement 2 ou 3 œufs mûrs, mesurant environ 2,5 mm de diamètre, dans chaque ovaire. Chez des femelles adultes (SVL maximum : 40 mm) de *Ingerana tasanae*, SMITH (1921 : 198) a trouvé des œufs peu nombreux, mesurant 2 mm de diamètre. Enfin chez des femelles adultes de *Ingerana baluensis* (SVL : 23,6-29,3 mm), INGER (1966 : 256) a trouvé des œufs peu nombreux (8 dans l'ovaire gauche d'une femelle), mesurant 2,2 à 2,5 mm de diamètre. Il se pourrait donc fort que ces espèces aient un développement direct, soit dans le sol, soit dans l'oviducte de la femelle, sans passer par un stade têtard libre. Ces éléments suggèrent qu'il serait fort indiqué de se pencher sur la reproduction de ces espèces dans la nature, qui présente certainement des particularités intéressantes.

Nous donnons ci-dessous les diagnoses et les contenus des deux sous-genres que nous reconnaissons dans le genre *Ingerana*.

Sous-genre **INGERANA** nov.

Espèce-type. - *Rana tenasserimensis* Sclater, 1892.

Diagnose. - (1) Extrémités des doigts et des orteils en forme de disques différenciés, avec un sillon circum-marginal. (2) Palmure importante ou réduite. (3) Papille linguale absente.

Espèces incluses. - *Ingerana (Ingerana) baluensis* (Boulenger, 1896) ; *Ingerana (Ingerana) mariae* (Inger, 1954) ; *Ingerana (Ingerana) sariba* (Shelford, 1905) ; *Ingerana (Ingerana) tasanae* (Smith, 1921) ; *Ingerana (Ingerana) tenasserimensis* (Sclater, 1892).

Etymologie du nom générique et subgénérique. - Ces taxons sont dédiés à Robert F. INGER, à qui l'on doit de remarquables travaux sur les Amphibiens d'Asie et d'Afrique, et de bonnes descriptions des espèces des Philippines et de Bornéo de ce groupe. Nous souhaitons également lui témoigner notre gratitude pour l'aide qu'il nous a apportée, depuis des années, dans nos travaux, en nous prêtant de nombreux spécimens conservés dans les collections du Field Museum (Chicago).

Sous-genre **LIURANA** nov.

Espèce-type. - *Cornufer xizangensis* Hu, 1977.

Diagnose. - (1) Extrémités des doigts et des orteils non dilatées, sans sillon circum-marginal nettement différencié. (2) Palmure absente ou réduite. (3) Papille linguale présente (au moins chez *Ingerana liui*, selon YANG, 1983).

Espèces incluses. - *Ingerana (Liurana) liui* (Yang, 1983) ; *Ingerana (Liurana) xizangensis* (Hu, 1977).

Etymologie du nom subgénérique. - Ce sous-genre est dédié à la mémoire de Cheng Chao LIU, à qui l'on doit des progrès considérables dans la connaissance des Amphibiens de Chine, et le développement du département d'herpétologie de l'institut de biologie de Chengdu.

Tribu **PYXICEPHALINI** Bonaparte, 1850 (emend. nov.)

Genre-type. - *Pyxicephalus* Tschudi, 1838 (espèce-type par désignation subséquente de FITZINGER, 1843 : *Pyxicephalus adspersus* Tschudi, 1838).

Genres inclus. - *Aubria* Boulenger, 1917 ; *Pyxicephalus* Tschudi, 1838.

Diagnose et discussion. - Cette tribu correspond au sous-groupe de la "lignée *Euphlyctis*" comportant *Aubria* et *Pyxicephalus* défini et décrit par PROCTER (1919) puis CLARKE (1981) Ce groupe, exclusivement africain, se distingue des autres Raninae par la combinaison suivante de caractères : exostose crânienne présente, forme du squamosal, forme du parasphénoïde et du ptérygoïde et positions respectives de ces deux os, stylet du métasternum très allongé et étroit (voir CLARKE, 1981).

CLARKE (1981) a montré que ce groupe occupait une position phylogénétique isolée parmi les Raninae africains, étant apparemment issu du groupe qui a donné les Dicroglossini actuels. Par ailleurs, *Aubria* et *Pyxicephalus* étant fort distincts entre eux, bien caractérisés écologiquement, présents seulement en Afrique, et n'ayant très probablement pas donné naissance à d'autres groupes, il paraît légitime de considérer ces deux taxons comme des genres sans risquer pour cela d'entraîner une instabilité nomenclaturale ultérieure

Notons que PARKER (1936 : 89) a signalé la présence de glandes fémorales et brachiales chez un mâle de *Aubria subsigillata* (Duméril, 1856) du Libéria. Ce caractère, qui ne semble présent qu'en pleine période reproductive, ou peut-être que dans certaines populations de l'espèce, puisque PERRET (1966 : 338) n'a pas trouvé de glandes fémorales chez ses spécimens du Cameroun et du Congo, n'a apparemment pas été signalé chez d'autres Raninae d'Afrique. En revanche il évoque certains Raninae asiatiques, regroupés dans la tribu suivante.

Tribu **RANIXALINI** nov.

Genre-type. - *Ranixalus* Dubois, 1986 (espèce-type par désignation originale : *Ranixalus gundia* Dubois, 1986).

Genres inclus - *Nannophrys* Günther, 1869 ; *Nyctibatrachus* Boulenger, 1882 ; *Ranixalus* Dubois, 1986.

Diagnose et discussion. - Dans un travail récent (DUBOIS, 1986 a), nous avons décrit un nouveau genre de Ranoidea, *Ranixalus*, qui présente une combinaison inhabituelle de caractères pour cette superfamille, et un têtard d'un type très particulier. Depuis, nous devons à Richard WASSERSUG de nous avoir signalé deux références bibliographiques, l'une récente (INGER et al., 1984), l'autre plus ancienne (KIRTISINGHE, 1958), où sont décrits des têtards très semblables à celui de *Ranixalus gundia*, et qui éclairent la position phylogénétique de cette espèce.

A la lumière du travail de INGER et al. (1984), et également de celui de ANNANDALE (1918 a), il est maintenant clair que cette espèce appartient au groupe d'espèces du sud de l'Inde désignées par BOULENGER (1920) du nom de *"Ranae beddomianae"* et rapportées par

cet auteur au sous-genre *Discodeles* du genre *Rana*. N'ayant pu obtenir en prêt de spécimens des espèces de ce groupe décrites dans le passé, nous n'avions pu nous fonder pour les connaître que sur les descriptions de BOULENGER (1920) ; or celles-ci pêchent, come l'ont récemment signalé INGER et al. (1984), par plusieurs erreurs importantes qui nous avaient amené à rejeter l'hypothèse que ces espèces puissent être conspécifiques avec *Ranixalus gundia* (notamment le fait que BOULENGER déclare que ces espèces sont dépourvues de sacs vocaux et ne mentionne ni les spinules cornées ni les glandes fémorales qui sont si nettes chez nos spécimens mâles). Par ailleurs, l'ensemble des caractères sur lesquels nous avions attiré l'attention (DUBOIS, 1986 a) reste à notre avis plus que valable pour retirer ces espèces du genre *Rana*, même avec une acception relativement large de ce genre : nous sommes donc amené à rapporter ci-dessous au genre *Ranixalus* toutes les espèces du groupe de *Rana beddomii* de BOULENGER (1920) et de INGER et al. (1984). N'ayant jusqu'ici pu examiner et comparer avec *Ranixalus gundia* aucun des types des espèces de ce groupe décrites dans le passé, nous conservons provisoirement ce dernier nom, bien qu'il s'agisse probablement d'un synonyme plus récent d'un autre nom déjà existant.

En ce qui concerne le travail de KIRTISINGHE (1958), il est fort instructif car il montre que les têtards du genre *Nannophrys* Günther, 1869 sont morphologiquement très voisins de ceux du genre *Ranixalus*. CLARKE (1983) a récemment confirmé l'identification des têtards décrits par KIRTISINGHE (1958), mais n'a pas comparé ceux-ci à ceux de *Ranixalus beddomii* décrits et figurés par ANNANDALE (1918 a). La morphologie des têtards des deux groupes est extrêment similaire et exceptionnelle au sein de l'ensemble des Anoures, et nous estimons qu'il ne peut s'agir là d'un hasard ou d'une convergence : nous considérons que ce fait démontre la parenté phylogénétique très étroite des genres *Nannophrys* et *Ranixalus*, qui sont même peut-être groupes-frères.

Deux autres genres nominaux peuvent être rapprochés des deux genres précédents : il s'agit de *Nyctibatrachus* Boulenger, 1882 et *Nannobatrachus* Boulenger, 1882. CLARKE (1983) a montré l'existence d'affinités étroites entre ces deux genres et *Nannophrys*. De plus, selon INGER et al. (1984), des glandes fémorales sont présentes chez les mâles reproducteurs de la plupart des espèces de *Nyctibatrachus* et de *Nannobatrachus*, de même que chez *Ranixalus gundia* (DUBOIS, 1986 a) et *Ranixalus semipalmatus* (INGER et al., 1984). En ce qui concerne le genre *Nannophrys*, dont nous n'avons pu examiner de spécimens, CLARKE (1983) ne mentionne pas la présence de glandes fémorales chez les mâles reproducteurs, mais ne signale pas non plus l'existence de cette structure chez *Nyctibatrachus* et *Nannobatrachus*, si bien que son absence chez *Nannophrys* n'est pas certaine.

Les quatre genres nominaux ci-dessus représentent indéniablement un groupe homophylétique (DUBOIS, 1986 b), dont par ailleurs les affinités avec les autres Ranidae ne sont pas claires (voir à ce sujet CLARKE, 1983). Nous les réunissons ici au sein d'une tribu Ranixalini des Raninae, endémique du sud de l'Inde et de Sri Lanka. On pourrait aussi légitimement considérer ce taxon comme une sous-famille Ranixalinae des Ranidae. Si nous ne le faisons pas pour l'instant, c'est parce que CLARKE (1983) a souligné l'existence de ressemblances entre ce groupe et le genre *Ceratobatrachus*, qui appartient aux Dicroglossini. Il est possible néanmoins, comme le souligne cet auteur, que ces ressemblances ne traduisent pas une parenté phylogénétique étroite, et que les Ranixalini soient plus proches d'autres groupes de Ranidae, par exemple les Mantellinae malgaches (voir à ce sujet DUBOIS, 1986 a).

Genre **NANNOPHRYS** Günther, 1869

Discussion. - Les espèces de ce genre ont récemment fait l'objet d'une révision et d'une redescription détaillée par CLARKE (1983).

Le têtard d'une seule espèce de ce genre, *Nannophrys ceylonensis,* a été décrit et figuré (KIRTISINGHE, 1958 ; CLARKE, 1983).

Espèces incluses. - *Nannophrys ceylonensis* Günther, 1869 ; *Nannophrys guentheri* Boulenger, 1882 ; *Nannophrys marmorata* Kirtisinghe, 1946.

Genre **NYCTIBATRACHUS** Boulenger, 1882

Discussion. - Nous proposons ici de réunir dans un même genre les espèces placées par BOULENGER (1882) dans ses deux nouveaux genres *Nyctibatrachus* et *Nannobatrachus,* et les espèces voisines décrites depuis. Pour ce genre, nous attribuons la priorité au nom *Nyctibatrachus.* Comme l'ont montré divers auteurs (RAO, 1937 ; MYERS, 1942 a ; PILLAI, 1978 ; INGER et al., 1984), les caractères invoqués par BOULENGER (1882) pour séparer ses deux genres sont soit inexacts, soit inconstants au sein des genres ou communs à certaines espèces de ceux-ci. Ce genre a fort besoin d'une révision, qui pourrait amener à reconnaître un sous-genre *Nannobatrachus* (peu ou pas palmé) au sein du genre *Nyctibatrachus.*

Les têtards de plusieurs espèces de ce genre ont été décrits, parfois sous des noms erronés : à l'exception d'un seul, ils sont tous caractérisés par un disque buccal avec des lèvres plurilobées dépourvues de denticules cornés mais riches en papilles. Seul le têtard attribué à *Nyctibatrachus sanctipalustris* par RAO (1922) possède des denticules cornés ; il se pourrait que ce têtard soit mal identifié et appartienne à un autre genre. Les autres têtards connus sont ceux de *Nyctibatrachus major* (ANNANDALE, 1918 a, comme *Rana leptodactyla* ; PILLAI, 1978 ; INGER et al., 1984), *Nyctibatrachus deccanensis* (ANNANDALE, 1918 a, comme *Rana semipalmata,* selon PILLAI, 1978) et *Nyctibatrachus humayuni* (BHADURI & KRIPALANI, 1955). INGER et al. (1984) ont récemment décrit deux autres têtards attribués à ce genre, mais qui n'ont pu être rapportés avec certitude à leurs espèces respectives. Il est probable également, comme le remarque DRING (1979), que plusieurs des têtards décrits par RAO (1937) et rapportés par cet auteur au genre *Philautus* appartiennent aussi au genre *Nyctibatrachus.*

Nous suivons ici PILLAI (1978) pour considérer *Rana travancorica* Annandale, 1910 comme synonyme de *Nyctibatrachus major,* et INGER et al. (1984) pour considérer *Nannobatrachus anamallaiensis* Myers, 1942 comme synonyme de *Nyctibatrachus beddomii.* Les différences évoquées par RAO (1920) entre sa "variété" *Nyctibatrachus sanctipalustris modestus* et la forme typique de cette espèce nous paraissent nettement suffisantes pour considérer les deux formes comme espèces distinctes. Enfin nous avons signalé ailleurs (DUBOIS, 1984 f) que le nom *Rana pygmaea* Günther, 1876 est préoccupé, et l'avons remplacé par *Nyctibatrachus deccanensis.*

Espèces incluses. - *Nyctibatrachus aliciae* Inger, Shaffer, Koshy & Bakde, 1984 ; *Nyctibatrachus beddomii* (Boulenger, 1882) ; *Nyctibatrachus deccanensis* Dubois, 1984 ; *Nyctibatrachus humayuni* Bhaduri & Kripalani, 1955 ; *Nyctibatrachus khempholeyensis* (Rao, 1937) ; *Nyctibatrachus major* Boulenger, 1882 ; *Nyctibatrachus minor* Inger, Shaffer, Koshy & Bakde, 1984 ; *Nyctibatrachus modestus* Rao, 1920 ; *Nyctibatrachus sanctipalustris* Rao, 1920 ; *Nyctibatrachus sylvaticus* Rao, 1937.

Genre **RANIXALUS** Dubois, 1986

Discussion. - INGER et al. (1984) ont fourni des éléments préliminaires importants pour une révision de ce genre, qui demeure nécessaire.

Les têtards de trois espèces de ce genre ont été récoltés : ceux de *Ranixalus beddomii* (ANNANDALE, 1918 a ; INGER et al., 1984), de *Ranixalus leptodactylus* (RAO, 1920) et de *Ranixalus gundia* (DUBOIS, 1986 a). En ce qui concerne les têtards attribués par ANNANDALE (1918 a) aux espèces *Rana leptodactyla* et *Rana semipalmata*, ils appartiennent en fait au genre *Nyctibatrachus* (voir PILLAI, 1978).

Espèces incluses. - *Ranixalus beddomii* (Günther, 1876) ; *Ranixalus brachytarsus* (Günther, 1876) ; *Ranixalus diplostictus* (Günther, 1876) ; *Ranixalus gundia* Dubois, 1986 ; *Ranixalus leithii* (Boulenger, 1888) ; *Ranixalus leptodactylus* (Boulenger, 1882) ; *Ranixalus phrynoderma* (Boulenger, 1882) ; *Ranixalus semipalmatus* (Boulenger, 1882) ; *Ranixalus tenuilingua* (Rao, 1937).

Sous-famille **RHACOPHORINAE** (Günther, 1858) Hoffman, 1932 (Laurent, 1943)

Discussion. - Pour les raisons expliquées ci-dessus, nous transférons ici dans les Ranidae, en lui attribuant le rang de sous-famille, la famille des Rhacophoridae au sens de DUBOIS (1981 b) et de FROST (1985). Les deux sous-familles que nous reconnaissions dans cette famille sont ici rétrogradées au rang de tribus.

Tribu **PHILAUTINI** Dubois, 1981 (emend. nov.)

Genre **PHILAUTUS** Gistel, 1848

Discussion. - Le genre *Philautus* regroupe des espèces dont les adultes, qui portent des œufs peu nombreux, de grosse taille et dépigmentés, se rencontrent souvent loin de tout point d'eau, ce qui a amené plusieurs auteurs à supposer qu'elles avaient peut-être un développement direct, sans têtard libre (TAYLOR, 1962 : 526 ; INGER, 1966 : 343). Un tel développement, se déroulant intégralement à l'intérieur de l'œuf jusqu'au stade imago, a en effet été observé par la suite chez *Philautus aurifasciatus* (Schlegel, 1837), l'espèce-type du genre *Philautus* (DRING, 1979 : 207), et chez trois espèces des Philippines (ALCALA & BROWN, 1982) et une espèce du sud de l'Inde (DUBOIS, 1986 a) également rapportées à ce genre. Il est probable, comme l'ont suggéré DRING (1979) et DUBOIS (1986 a), que le développement direct est la règle dans le genre *Philautus*, et que les divers têtards libres rapportés à ce genre par les auteurs dans le passé le sont par erreur, soit qu'ils ne soient pas correctement identifiés au niveau spécifique, soit que l'espèce en question n'appartienne pas en réalité au genre *Philautus* et n'y soit actuellement placée que par erreur.

Deux espèces méritent une mention particulière : il s'agit de celles décrites pour la première fois sous les noms de *Rhacophorus hosii* Boulenger, 1895 et de *Polypedates microtympanum* Günther, 1859.

En ce qui concerne la première, qui vit à Bornéo, INGER (1966 : 306) a décrit les "larves" (plus correctement appelées "embryons") obtenues par fécondation artificielle d'œufs d'une femelle reproductrice. Ces embryons étaient dépourvus de becs cornés, de lèvres, de denticules cornés, de branchies, d'opercules, et avaient l'intestin non spiralé. INGER (1966 : 283, 306) fit donc l'hypothèse qu'ils se développaient uniquement grâce aux réserves vitelli-

nes, du moins dans les premiers stades, et que le stade larvaire libre était soit très bref, soit complètement absent. Malheureusement, ces embryons moururent avant la fin de leur développement, et la reproduction de cette espèce n'a pas encore été observée dans la nature, si bien que l'on ne sait pas si un stade larvaire libre existe ou non chez celle-ci. Selon DRING (1979), les embryons décrits par INGER (1966) ressemblent étroitement à ceux de *Philautus aurifasciatus*, qui restent au sein de l'œuf jusqu'à la métamorphose et ne se développent que grâce aux réserves vitellines. Si toutefois il existait un stade larvaire libre à la fin du développement larvaire de *Philautus hosii*, comme le suppose INGER (1966), il pourrait être justifié de séparer cette espèce génériquement des autres *Philautus*. LIEM (1970), qui a placé *R. hosii* dans le genre *Philautus*, a par ailleurs montré que l'adulte de cette espèce diffère à de nombreux égards de ceux des autres espèces de ce genre (en réalité bien plus que d'autres espèces qu'il classe dans d'autres genres), ce qui suggère que cette espèce est phylogénétiquement assez éloignée de celles-ci. Pour rendre compte de ces différences, nous proposons ci-dessous de placer provisoirement *R. hosii* dans un sous-genre à part au sein du genre *Philautus*.

La deuxième espèce qui nous retiendra ici, *Polypedates microtympanum* de Ceylan, était placée provisoirement par LIEM (1970) dans le genre *Rhacophorus*. Cet auteur notait toutefois qu'elle présentait des caractères sensiblement atypiques pour ce genre, et la rapprochait de deux autres espèces, *Polypedates appendiculatus* Günther, 1859 et *Rhacophorus everetti* Boulenger, 1894, qu'il maintenait aussi provisoirement dans le genre *Rhacophorus*. DRING (1985) a récemment décrit *Rhacophorus kajau*, qu'il a également rapproché de *Polypedates appendiculatus*. En réalité le rapprochement de ces quatre espèces est sujet à caution. Tout d'abord les propres données de LIEM (1970) indiquent l'existence de différences anatomiques sensibles entre l'espèce de Ceylan et les autres espèces (de Malaisie, Bornéo et des Philippines). Ensuite et surtout les modes de reproduction et de développement, et les morphologies larvaires, des deux groupes ne sont pas identiques. Nous reviendrons ci-dessous sur les trois espèces groupées autour de *P. appendiculatus*, que nous proposons de maintenir pour l'instant dans le genre *Rhacophorus*. En ce qui concerne l'espèce de Ceylan, les observations de GÜNTHER (1876 b) et de KIRTISINGHE (1946, 1957) nous ont appris qu'elle pond dans le sol des œufs peu nombreux, qui ont ensuite un développement direct sans stade têtard libre. INGER (1966 : 283) a souligné que chez *P. microtympanum*, contrairement à *R. hosii*, les embryons possèdent des branchies (non fonctionnelles) et un opercule, et écrit à ce sujet : "Thus, though *microtympanum* and *hosei* abbreviate or eliminate the aquatic phase of larval life, they apparently have not followed identical paths of modification". L'adulte de *P. microtympanum* n'est guère plus éloigné morphologiquement des espèces typiques du genre *Philautus* que de celles de *Rhacophorus* (voir LIEM, 1970), et KIRTISINGHE (1957 : 10-11) a attiré l'attention sur le fait que cette espèce "is in many ways intermediate between the other Ceylonese species of *Rhacophorus* on the one hand, and species of *Philautus* on the other". Nous proposons ci-dessous de rendre compte de ces faits en plaçant provisoirement *P. microtympanum* dans un sous-genre à part au sein du genre *Philautus*, et rapportons quelques autres espèces nominales à ce sous-genre en nous fondant sur la morphologie des adultes.

Le genre *Philautus* comporte un très grand nombre d'espèces nominales (voir p. ex. FROST, 1985 : 525-533) et a manifestement fort besoin d'une révision d'ensemble. Malheureusement ce travail est actuellement quasiment impossible car on manque encore de beau-

coup de données de terrain, indispensables dans l'étude de ce groupe difficile (voir p. ex. TAYLOR, 1962 : 522-523, 526). Les particularités de la variation intra- et interspécifique dans ce groupe (variabilité intraspécifique souvent plus élevée que les différences morphologiques entre espèces voisines), où des espèces "jumelles" (dualspecies) ont des chants fort différents (observations personnelles dans le sud de l'Inde), sont peut-être en relation avec un mode particulier de sélection naturelle, lié au mode de reproduction et de développement de ces espèces. En effet, chez les espèces qui pondent de nombreux œufs dans l'eau, les têtards se dispersent ensuite plus ou moins, et sont tous soumis de la même manière à la sélection, ce qui entraîne une distribution grossièrement gaussienne des caractères dans la population. En revanche chez *Philautus* et dans d'autres groupes à ponte terrestre, comportant un petit nombre d'œufs, ceux-ci sont certainement soumis à une mortalité largement aléatoire mais massive : une ponte donnée, déposée par une femelle, risque d'être découverte par un prédateur, qui peut alors la détruire en totalité, mais elle peut aussi ne pas être découverte et atteindre dans son ensemble l'éclosion sans encombre. Cette hypothèse pourrait être testée en soumettant à des études électrophorétiques des populations sympatriques d'espèces à têtards libres et à pontes terrestres à développement direct.

Nous donnons ci-dessous les diagnoses et les contenus des trois sous-genres que nous proposons de reconnaître provisoirement dans le genre *Philautus.*

Sous-genre **PHILAUTUS** Gistel, 1848

Espèce-type. - *Hyla aurifasciata* Schlegel, 1837, par monotypie sous *Orchestes* Tschudi, 1838 (voir DUBOIS, 1981 b).

Diagnose. - Les espèces de ce sous-genre se distinguent de celles des deux autres sous-genres du genre *Philautus* par la combinaison suivante de caractères : (1) Dents vomériennes généralement absentes, parfois présentes chez certains individus de l'espèce. (2) Frontopariétal trapézoïdal. (3) Omosternum non ou peu fourchu à la base, l'espace le plus large entre les deux bras étant alors inférieur à la moitié de la largeur d'un bras. (4) Phalanges terminales obtuses ou bifurquées, mais alors la longueur de chaque branche est inférieure à la largeur de la phalange. (5) Seul le premier tarsien est libre, les second, troisième et quatrième étant fusionnés. (6) Métatarsiens externes unis ou séparés seulement par un sillon. (7) Colonne vertébrale relativement courte et large, généralement procèle, rarement diplasiocèle. (8) Huitième vertèbre de type 2 (voir LIEM, 1970 : 32). (9) Corne antérieure de l'hyoïde comportant un processus médian et un processus latéral (parfois absent). (10) Palmaris complex de type 2 ou 3 (voir LIEM, 1970 : 14). (11) Musculus extensor radialis accessorius lateralis de type 0 (voir LIEM, 1970 : 19). (12) Musculature de la gorge de type 0 (voir LIEM, 1970 : 22). (13) Musculus geniohyoideus de type 0 ou 1 (voir LIEM, 1970 : 25). (14) Mâles adultes reproducteurs avec ou sans callosités nuptiales sur les doigts, généralement sans sacs vocaux, rarement avec de tels sacs. (15) Oeufs de grosse taille, dépigmentés. (16) Embryon subissant un développement direct jusqu'au stade imago, dépourvu de bec corné, de lèvres, de denticules cornés, de branchies, de spiracle, et à intestin non spiralé.

Espèces incluses. - Ce sous-genre a impérieusement besoin d'une révision au niveau spécifique, et il est inutile pour l'instant de donner une liste des espèces incluses, celle donnée par FROST (1985 : 525-533) comportant certainement des synonymes et également des noms d'espèces qui devraient être attribuées à d'autres sous-genres ou genres.

Pour l'instant, le développement direct de type *Philautus* s. str. n'a été observé que chez *Philautus (Philautus) aurifasciatus* (Schlegel, 1837) par DRING (1979 : 207), chez *Philautus (Philautus) lissobrachius* (Inger, 1954), *Philautus (Philautus) schmackeri* (Boettger, 1892) et deux autres espèces non identifiées des Philippines par ALCALA & BROWN (1982), et chez une espèce non identifiée du sud de l'Inde par DUBOIS (1986 a).

Par ailleurs, les espèces suivantes, étudiées par LIEM (1970) et s'avérant posséder une anatomie très voisine de celles de *P. aurifasciatus*, de *P. lissobrachius*, et de *P. schmackeri*, peuvent de manière quasi certaine être rapportées à ce sous-genre : *Philautus (Philautus) acutirostris* (Peters, 1867) ; *Philautus (Philautus) emembranatus* (Inger, 1954) ; *Philautus (Philautus) leucorhinus* (Lichtenstein, Weinland & von Martens, 1856) ; *Philautus (Philautus) nasutus* (Günther, 1868) ; *Philautus (Philautus) parvulus* (Boulenger, 1893) ; *Philautus (Philautus) surdus* (Peters, 1863).

Sous-genre **GORHIXALUS** nov.

Espèce-type. - *Rhacophorus hosii* Boulenger, 1895, seule espèce connue du sous-genre.

Diagnose. - *Philautus (Gorhixalus) hosii* se distingue des espèces des deux autres sous-genres du genre *Philautus* par la combinaison suivante de caractères : (1) Dents vomériennes présentes. (2) Partie antérieure du frontopariétal plus large que sa partie postérieure. (3) Omosternum non fourchu à la base. (4) Phalanges terminales bifurquées, la longueur de chaque branche étant inférieure à la largeur de la phalange. (5) Les deux premiers tarsiens sont libres, le troisième et le quatrième fusionnés. (6) Métatarsiens externes unis ou séparés seulement par un sillon. (7) Colonne vertébrale moyennement longue et large, diplasiocèle. (8) Huitième vertèbre de type 0 (voir LIEM, 1970 : 31). (9) Corne antérieure de l'hyoïde consistant en un arc complet, non différencié en un processus médian et un processus latéral. (10) Palmaris complex de type 4 (voir LIEM, 1970 : 14). (11) Musculus extensor radialis accessorius lateralis de type 1 (voir LIEM, 1970 : 19). (12) Musculature de la gorge de type 1 (voir LIEM, 1970 : 22). (13) Musculus geniohyoideus de type 2 (voir LIEM, 1970 : 25). (14) Mâles adultes reproducteurs dépourvus de callosités nuptiales sur les doigts mais pourvus de sacs vocaux. (15) Oeufs de grosse taille, uniformément gris foncés sans différence de couleur entre les hémisphères. (16) Embryon se développant, au moins au début, au sein des membranes de l'œuf, dépourvu de bec corné, de lèvres, de denticules cornés, de branchies, de spiracle, et à intestin non spiralé.

Etymologie du nom subgénérique. - Ce sous-genre est dédié à Stanley W. GORHAM, qui a fait œuvre de pionnier en rédigeant la première liste des Amphibiens actuels du monde, travail qui s'est révélé fort utile pour les systématiciens et notamment pour les auteurs de listes ultérieures (bien que ceux-ci ne l'aient pas toujours reconnu).

Sous-genre **KIRTIXALUS** nov.

Espèce-type. - *Polypedates microtympanum* Günther, 1859.

Diagnose. - Les espèces de ce sous-genre se distinguent des espèces des deux autres sous-genres du genre *Philautus* par la combinaison suivante de caractères : (1) Dents vomériennes présentes. (2) Frontopariétal rectangulaire. (3) Omosternum légèrement fourchu à la base,

l'espace le plus large entre les deux bras étant inférieur à la moitié de la largeur d'un bras. (4) Phalanges terminales en forme de Y, avec des extrémités pointues, la longueur de chaque branche étant supérieure à la largeur de la phalange. (5) Seul le premier tarsien est libre, les second, troisième et quatrième étant fusionnés. (6) Métatarsiens externes distinctement séparés par la palmure. (7) Colonne vertébrale moyennement longue et large, procèle. (8) Huitième vertèbre de type 0 (voir LIEM, 1970 : 31). (9) Corne antérieure de l'hyoïde ne comportant qu'un processus médian. (10) Palmaris complex de type 2 (voir LIEM, 1970 : 14). (11) Musculus extensor radialis accessorius lateralis de type 0 (voir LIEM, 1970 : 19). (12) Musculature de la gorge de type 0 (voir LIEM, 1970 : 22). (13) Musculus geniohyoideus de type 0 (voir LIEM, 1970 : 25). (14) Mâles adultes reproducteurs avec des callosités nuptiales sur les doigts et des sacs vocaux. (15) Oeufs de grosse taille. (16) Embryon subissant un développement direct jusqu'au stade imago, dépourvu de bec corné, de lèvres et de denticules cornés, mais possédant un opercule avec spiracle et des branchies internes non fonctionnelles.

Discussion. - Outre l'espèce-type *Philautus (Kirtixalus) microtympanum* (Günther, 1859), nous rapportons à ce sous-genre les espèces suivantes : *Philautus (Kirtixalus) dubius* (Boulenger, 1882) ; *Philautus (Kirtixalus) jerdonii* (Günther, 1876) ; *Philautus (Kirtixalus) microdiscus* (Annandale, 1912) ; *Philautus (Kirtixalus) pleurostictus* (Günther, 1864).

La morphologie des adultes de ces quatre espèces nominales est en effet très voisine de celle de celui de *Philautus microtympanum.* Le développement d'aucune de ces espèces n'est connu pour l'instant. Il est vrai que RAO (1915) a décrit des têtards qu'il attribuait à *Rhacophorus pleurostictus,* mais à notre avis ceux-ci étaient mal identifiés. En effet, outre le fait que ces têtards avaient été déterminés "by a process of exclusion", ceux-ci présentent des glandes cutanées abondantes, caractère qui n'a pas été décrit chez les Rhacophorinae, mais qui est connu chez certains Raninae du sous-genre *Rana (Hylarana),* aussi bien d'Asie (LIEM, 1959, 1961 ; INGER, 1966) que d'Afrique (PERRET, 1977) : en conséquence, nous estimons que les têtards décrits par RAO (1915) appartiennent vraisemblablement à une espèce de *Hylarana* du sud de l'Inde, et que le développement de *Philautus pleurostictus* reste inconnu.

WOLF (1936 : 172) a considéré les noms *Rhacophorus dubius* Boulenger, 1882 (= *Ixalus jerdonii* Günther, 1876) et *Rhacophorus microdiscus* Annandale, 1912 comme des synonymes du nom *Polypedates jerdonii* Günther, 1876. Nous avons pu examiner et comparer l'holotype de *Rhacophorus dubius* (BMNH 1947.2.7.86 = 1872.4.17.172) et l'un des syntypes de *Polypedates jerdonii,* que nous désignons ici comme lectotype de cette espèce (BMNH 1947.2.7.84 = 1872.4.17.189), et nous estimons qu'ils appartiennent à deux espèces biologiques différentes. Il en va de même à notre avis pour *Rhacophorus microdiscus,* à en juger par la description et la figure publiées par ANNANDALE (1912).

La femelle BMNH 1947.2.7.86 (SVL = 44,5 mm), holotype de *Philautus dubius,* est pleine d'œufs très gros (diamètre 3,0 - 3,1 mm), entièrement dépigmentés, ce qui est compatible avec l'hypothèse d'un développement direct chez cette espèce.

Etymologie du nom subgénérique. - Ce sous-genre est dédié à la mémoire de P. KIRTISINGHE, qui a consacré d'intéressants travaux aux Amphibiens de Ceylan et a découvert le développement direct chez *Philautus microtympanum.*

Tribu **Rhacophorini** (Günther, 1858) Hoffman, 1932 (emend. nov.)

Discussion. - LIEM (1970) a récemment proposé une intéressante révision de ce groupe, où il suggère de manière convaincante de reconnaître près d'une dizaine de genres là où les auteurs précédents n'en admettaient qu'un, deux ou trois (parfois avec des sous-genres). Toutefois, la proposition la moins convaincante de toutes celles qu'il présente est celle qui consiste à séparer deux genres distincts *Rhacophorus* Kuhl & Van Hasselt, 1822 et *Polypedates* Tschudi, 1838. En effet l'examen attentif de ses données montre que la plupart des caractères cités par cet auteur (LIEM, 1970 : 71) pour différencier ces deux genres ne caractérisent chacun de ces genres que "usually", "in most species", etc. En réalité, un seul caractère réellement diagnostique pour toutes les espèces rapportées aux deux genres se dégage des données brutes de LIEM (1970 : 134-139) : la structure du musculus petrohyoideus posterior (de type 0 chez *Polypedates*, de type 1 chez *Rhacophorus* ; voir LIEM, 1970 : 23). Ce caractère, ainsi que ceux fournis dans le Tableau 5 de LIEM (1970 : 71), n'a de plus aucune signification adaptative claire, et ne traduit aucune divergence écologique sensible (au sens de INGER, 1958) entre les deux groupes d'espèces. Enfin INGER (1985) à montré que les têtards des espèces placées par LIEM (1970) dans le genre *Polypedates* et de la plupart des espèces rapportées par cet auteur au genre *Rhacophorus* ne manifestent pas de différences significatives entre eux. En conséquence, nous proposons de réunir à nouveau ces deux genres, du moins dans leur acception réduite due à LIEM (1970), en un seul genre pour lequel le nom *Rhacophorus* à la priorité Ce genre est relativement hétérogène en termes phénétiques (voir LIEM, 1970 : 56, fig. 57), mais semble constituer une unité phylogénétique (voir LIEM, 1970 : 52, fig. 56) et constitue également une unité écologique, aussi bien en termes de l'écologie des adultes que de celle des têtards.

LIEM (1970) a également montré que trois espèces, auxquelles DRING (1985) en a ajouté une quatrième, diffèrent des autres espèces du genre *Rhacophorus* par plusieurs caractères, et a suggéré qu'elles pourraient appartenir à un autre genre. La première de ces espèces, *P. microtympanum*, est placée ci-dessus dans le sous-genre *Philautus (Kirtixalus)*. Restent les espèces *Polypedates appendiculatus* Günther, 1859, *Rhacophorus kajau* Dring, 1985 et *Rhacophorus everetti* Boulenger, 1894. Les têtards des deux premières espèces, décrits par INGER (1966, 1985) et DRING (1985), ressemblent étroitement à ceux des autres *Rhacophorus*. En revanche, celui de *R. everetti* n'est pas connu avec certitude. Il se pourrait que ce têtard soit l'un des deux têtards non identifiés rapportés par INGER (1985) au "groupe de *Rhacophorus bimaculatus*" (voir ci-dessous). Rappelons que NOBLE (1925, 1927) a observé qu'une femelle adulte de 42 mm de *R. everetti* portait des œufs non pigmentés de 2,5 mm de diamètre, observation confirmée par INGER (1954 : 387), et qui laisse entendre que cette espèce pourrait avoir un mode de développement particulier.

D'un point de vue phénétique, le traitement proposé par LIEM (1970) pour *P. appendiculatus* et les espèces voisines n'était pas logique : il classait ces espèces dans le genre *Rhacophorus*, mais celles-ci étaient séparées des autres espèces de ce genre par un groupe, *Polypedates*, auquel il attribuait le rang de genre (voir LIEM, 1970 : 56, fig. 57). En revanche, si *Rhacophorus* s. str. et *Polypedates* sont réunis, ces espèces ne sont plus séparées de *Rhacophorus* s. str. par un fossé (en termes de morphologie des adultes).

Le développement d'une partie seulement des espèces de Rhacophorinae est connu. INGER (1954, 1966, 1985) est certainement l'auteur qui a consacré les travaux les plus nombreux et les plus intéressants à cette question. Dans son récent travail sur les têtards de Bor-

néo (INGER, 1985), il a montré que les subdivisions génériques proposées par LIEM (1970) sur la base de la morphologie des adultes ne coïncident que partiellement avec celles que suggère l'anatomie des têtards. C'est ainsi que la similitude des têtards de *Rhacophorus* s. str., de *Polypedates*, de *Polypedates appendiculatus* et de *Rhacophorus kajau* suggère, comme nous l'avons vu ci-dessus, de maintenir toutes ces espèces dans un même genre (et même sous-genre, voir ci-dessous).

En revanche, INGER (1985) a attiré l'attention sur la divergence manifestée au niveau de la morphologie larvaire par quatre espèces qu'il rapporte au "groupe de *Rhacophorus bimaculatus*". Les adultes de deux de ces espèces, *Rhacophorus bimaculatus* (Peters, 1867) et *Rhacophorus gauni* (Inger, 1966) ont été étudiés par LIEM (1970), et s'avèrent morphologiquement indissociables du genre *Rhacophorus*, aussi bien dans l'acception relativement étroite de LIEM (1970) que dans l'acception plus large ici adoptée. Contairement aux autres espèces de *Rhacophorus*, dont les têtards se rencontrent principalement en eau calme, dans des mares, les têtards de ces quatre espèces ont été récoltés dans des torrents, plus ou moins importants et rapides, et leur morphologie buccale particulière est manifestement liée à cette écologie spécialisée (INGER, 1985). Il est alors fort intéressant de remarquer qu'une autre espèce de *Rhacophorus* à écologie torrenticole, *Rhacophorus oxycephalus* Boulenger, 1899 de Hainan, possède un têtard également adapté à ce mode de vie, dont la morphologie et le comportement ont été décrits en détail par POPE (1931). En nous fondant sur la description et les figures de cet auteur, nous estimons que le têtard de cette espèce est très voisin de ceux des quatre espèces de Bornéo décrits par INGER (1985), et donc que les cinq espèces en question appartiennent à un même groupe. Pour rendre compte de la forte divergence de la morphologie et de l'écologie larvaire de ces espèces par rapport à celles des autres espèces de *Rhacophorus*, nous proposons de placer ces espèces dans un sous-genre à part, pour lequel le nom *Leptomantis* Peters, 1867 est disponible (voir DUBOIS, 1981 b).

Nous donnons ci-dessous les caractéristiques des deux sous-genres que nous reconnaissons dans le genre *Rhacophorus*, et les diagnoses préliminaires de plusieurs nouveaux taxons appartenant à ce genre.

Genre **RHACOPHORUS** Kuhl & Van Hasselt, 1822
Sous-genre **LEPTOMANTIS** Peters, 1867

Espèce-type. - *Leptomantis bimaculata* Peters, 1867, par monotypie.

Diagnose et discussion. - Les espèces de ce sous-genre se distinguent de celles du sous-genre nominatif par leur type de têtard, décrit en détail par INGER (1985). Outre les quatre espèces de Bornéo (dont deux non identifiées au niveau des adultes) dont les têtards ont été décrits par cet auteur, il faut y ajouter au moins *Rhacophorus oxycephalus* de Hainan, dont le têtard a été décrit et figuré par POPE (1931). Il est probable que d'autres espèces d'Asie du sud-est, dont les têtards ne sont pas actuellement connus, devront ultérieurement être rapportées à ce sous-genre. ANNANDALE (1912 : 27-28, pl. IV fig. 11-11 a) a décrit et figuré une "undetermined ranid larva" qui rappelle à plusieurs égards les têtards de *Leptomantis*, dont elle se distingue néanmoins par sa très grande taille et le nombre très élevé de rangées de denticules cornés à la lèvre supérieure. Dans la même localité que ce têtard, avaient été récoltées plusieurs espèces d'Anoures, dont *Rhacophorus naso* Annandale, 1912 (synonyme de *Rhacophorus verrucosus* Boulenger, 1893, selon WOLF, 1936). Le têtard de *Rhacophorus*

javanus Boettger, 1893, brièvement décrit mais malheureusement non figuré par VAN KAMPEN (1923), possède 3 à 4 rangées de papilles en bas de la lèvre inférieure, ce qui pourrait suggérer qu'il se rapproche aussi de ce groupe. L'adulte de *Rhacophorus translineatus* Wu, 1977 n'est pas sans rappeler, par sa coloration dorsale et son phénotype d'ensemble (voir ANONYME, 1977, pl. I), certains spécimens de *Rhacophorus (Leptomantis) bimaculatus*, par exemple celui figuré par TAYLOR (1962 : 535) ; toutefois WU (in ANONYME, 1977) rapprochait sa nouvelle espèce seulement de *Rhacophorus appendiculatus*.

Dans l'état actuel des recherches, les adultes de *Leptomantis* ne semblent pas différer de manière sensible de ceux de *Rhacophorus* s. str., et l'attribution des espèces à l'un de ces deux sous-genres ne peut s'effectuer avec certitude que sur la foi de l'examen des têtards. Cette situation, pour être rare, n'est pas unique. Un cas voisin est celui des Raninae du genre *Amolops* et du sous-genre *Rana (Hylarana)*, dont les adultes sont très similaires mais les têtards fort différents (voir p. ex. INGER, 1966, 1985).

La liste que nous donnons ci-dessous des espèces que nous rapportons au sous-genre *Leptomantis* ne comporte que celles dont le têtard a été décrit et figuré, et qui appartiennent certainement à ce groupe. Pour les raisons exposées ci-dessus, elle est certainement incomplète.

Espèces incluses. - *Rhacophorus (Leptomantis) bimaculatus* (Peters, 1867) ; *Rhacophorus (Leptomantis) gauni* (Inger, 1966) ; *Rhacophorus (Leptomantis) oxycephalus* Boulenger, 1899 ; *Rhacophorus (Leptomantis)* sp. KB de Bornéo (INGER, 1985) ; *Rhacophorus (Leptomantis)* sp. NT de Bornéo (INGER, 1985).

Sous-genre **RHACOPHORUS** Kuhl & Van Hasselt, 1822

Espèce-type. - *Rhacophorus moschatus* Kuhl & Van Hasselt, 1822, par monotypie (voir DUBOIS, 1982 b).

Diagnose et discussion. - Les espèces de ce sous-genre possèdent un têtard généralisé de type *"Rana, Polypedates,* and *Rhacophorus"* selon INGER (1985 : 81) qui en donne une description détaillée. Nous regroupons dans ce sous-genre toutes les espèces du genre *Polypedates* au sens de LIEM (1970) ainsi que la majeure partie de celles de son genre *Rhacophorus.* Nous en excluons les espèces placées ci-dessus dans les sous-genres *Philautus (Kirtixalus)* et *Rhacophorus (Leptomantis)*, et nous ne rapportons formellement à ce sous-genre dans la liste ci-dessous que les espèces dont les têtards ont fait l'objet de descriptions et d'illustrations de qualité suffisante pour pouvoir affirmer qu'ils appartiennent à ce groupe, ainsi que quelques autres espèces dont les adultes sont suffisamment voisins de ceux des espèces précédentes (dont elles ont été parfois considérées comme synonymes, sous-espèces, etc.) pour permettre de penser qu'elles possèdent des têtards similaires. Restent un certain nombre d'espèces, actuellement rapportées au genre *Rhacophorus* (voir leur liste dans FROST, 1985 : 542-549) que nous nous abstenons pour l'instant de rapporter formellement à l'un des deux sous-genres de ce genre. Certaines d'entre elles ont été mentionnées et brièvement discutées ci-dessus.

Les descriptions des têtards de ce sous-genre sur lesquelles nous nous sommes appuyé ici ne sont pas toutes de la même précision et de la même qualité, mais permettent néanmoins d'affirmer que les têtards des espèces citées ci-dessous ne sont pas du type *Leptomantis.* Il s'agit des travaux suivants : FLOWER (1896), FERGUSON (1904), SIEDLECKI (1909), ANNANDALE (1912), VAN KAMPEN (1923), SMITH (1927, 1930), POPE (1931), LIU (1950),

KIRTISINGHE (1957), LIU & HU (1961), ALCALA (1962), INGER (1966, 1985), OKADA (1966), GRANDISON (1972) et DRING (1985). Nous proposons ci-dessous de subdiviser le sous-genre *Rhacophorus* en dix groupes d'espèces, en fonction de la morphologie des adultes. Le têtard d'au moins une espèce de chacun des groupes ci-dessous a été décrit et/ou figuré dans les travaux cités ci-dessus.

Espèces incluses. - (1) Groupe de *Rhacophorus (Rhacophorus) fasciatus* Boulenger, 1895 : *Rhacophorus (Rhacophorus) fasciatus* Boulenger, 1895 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) harrissoni* Inger & Haile, 1959.

(2) Groupe de *Rhacophorus (Rhacophorus) reinwardtii* (Schlegel, 1840) : *Rhacophorus (Rhacophorus) bipunctatus* Ahl, 1927 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) dulitensis* Boulenger, 1892 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) georgii* Roux, 1904 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) maximus* Günther, 1859 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) nigropalmatus* Boulenger, 1895 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) prominanus* Smith, 1924 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) reinwardtii* (Schlegel, 1840) ; *Rhacophorus (Rhacophorus) rhodopus* Liu & Hu, 1959.

(3) Groupe de *Rhacophorus (Rhacophorus) malabaricus* Jerdon, 1870 : *Rhacophorus (Rhacophorus) calcadensis* Ahl, 1927 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) malabaricus* Jerdon, 1870.

(4) Groupe de *Rhacophorus (Rhacophorus) dennysii* Blanford, 1881 : *Rhacophorus (Rhacophorus) dennysii* Blanford, 1881 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) feae* Boulenger, 1893.

(5) Groupe de *Rhacophorus (Rhacophorus) pardalis* Günther, 1859 : *Rhacophorus (Rhacophorus) annamensis* Smith, 1924 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) notater* Smith, 1924 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) pardalis* Günther, 1859 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) robinsonii* Boulenger, 1903.

(6) Groupe de *Rhacophorus (Rhacophorus) schlegelii* (Günther, 1859) : *Rhacophorus (Rhacophorus) arboreus* (Okada & Kawano, 1924) ; *Rhacophorus (Rhacophorus) moltrechti* Boulenger, 1908 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) owstoni* (Stejneger, 1907) ; *Rhacophorus (Rhacophorus) prasinatus* Mou, Risch & Lue, 1983 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) schlegelii* (Günther, 1859) ; *Rhacophorus (Rhacophorus) taipeianus* Liang & Wang, 1978 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) viridis* (Hallowell, 1860).

(7) Groupe de *Rhacophorus (Rhacophorus) chenfui* Liu, 1945 : *Rhacophorus (Rhacophorus) chenfui* Liu, 1945 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) hungfuensis* Liu & Hu, 1961 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) yaoshanensis* Liu & Hu, 1962.

(8) Groupe de *Rhacophorus (Rhacophorus) dugritei* (David, 1871) : *Rhacophorus (Rhacophorus) dugritei* (David, 1871) ; *Rhacophorus (Rhacophorus) omeimontis* (Stejneger, 1924).

(9) Groupe de *Rhacophorus (Rhacophorus) leucomystax* (Gravenhorst, 1829) : *Rhacophorus (Rhacophorus) colletti* Boulenger, 1890 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) cruciger* (Blyth, 1852) ; *Rhacophorus (Rhacophorus) eques* (Günther, 1859) ; *Rhacophorus (Rhacophorus) leucomystax* (Gravenhorst, 1829) ; *Rhacophorus (Rhacophorus) longinasus* Ahl, 1931 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) macrotis* Boulenger, 1891 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) maculatus* (Gray, 1830) ; *Rhacophorus (Rhacophorus) mutus* Smith, 1940 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) otilophus* Boulenger, 1893 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) taeniatus* Boulenger, 1906 ; et la nouvelle espèce nommée ci-dessous.

(10) Groupe de *Rhacophorus (Rhacophorus) appendiculatus* (Günther, 1859) : *Rhacophorus (Rhacophorus) appendiculatus* (Günther, 1859) ; *Rhacophorus (Rhacophorus) bisacculus* Taylor, 1962 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) kajau* Dring, 1985 ; *Rhacophorus (Rhacophorus) verrucopus* Huang, 1983.

***Groupe de* Rhacophorus (Rhacophorus) leucomystax** (Gravenhorst, 1829)

Discussion. - Le statut des différentes formes décrites dans le passé au sein de ce groupe est actuellement incertain. WOLF (1936) a rapporté la plupart de ces noms à une espèce unique *Rhacophorus leucomystax,* qu'il divisait en quatre sous-espèces. En réalité chacune des sous-espèces de cet auteur correspond à une ou plusieurs espèces distinctes, comme l'ont montré les auteurs ultérieurs (p. ex. INGER, 1954, 1966 ; KIRTISINGHE, 1957). Ayant pu, en 1972 et 1973, récolter 120 adultes et subadultes de ce groupe dans diverses localités du Népal, nous sommes en mesure de produire de premiers éléments de révision pour ce groupe difficile.

La situation au Népal est en effet relativement claire. Si l'on excepte le rare *Rhacophorus (Rhacophorus) maximus,* dont un seul individu à localité précise de capture au Népal (Garee, près de Num, Est-Népal) est actuellement connu (DUBOIS, 1980 b), il existe dans ce pays quatre formes de *Rhacophorus,* qui peuvent être brièvement décrites comme suit :

(1) Une forme présentant la combinaison suivante de caractères : taille assez grande (jusqu'à 63 mm chez les mâles, et 82,8 mm chez les femelles) ; peau céphalique adhérant avec les os du crâne, qui sont rugueux ; pattern dorsal comportant toujours (au Népal) 4 lignes foncées longitudinales ; arrière des cuisses avec de petites taches claires nombreuses reliées entre elles en réticulum , mâle adulte avec un sac vocal interne et des callosités sur les deux premiers doigts de la main. Nous n'avons rencontré cette forme que dans l'Est-Népal (au sens de DUBOIS, 1976), dans deux localités du Terai (la plaine du sud) et une localité des contreforts himalayens (Soktim, 470-500 m). Cette forme appartient manifestement à l'ensemble dénommé *Rhacophorus leucomystax* par les auteurs, que nous proposons ci-dessous de diviser pour l'instant en trois sous-espèces.

(2) Trois formes possédant les caractères suivants · taille moyenne à petite (jusqu'à 56,4 mm chez les mâles, et 75,7 mm chez les femelles) ; peau céphalique libre par rapport au crâne ; pattern dorsal dépourvu de lignes foncées longitudinales ; arrière des cuisses avec de grosses taches jaunes peu nombreuses, séparées les unes des autres, sur fond noir ou noirâtre ; mâle adulte avec un sac vocal interne, mais ne présentant de callosités nuptiales bien différenciées que sur la base du premier doigt de la main Ces formes, qui se rencontrent de l'est à l'ouest du Népal (pouvant cohabiter avec la précédente), depuis le Terai jusqu'à 2400 m d'altitude, correspondent au "*Rhacophorus maculatus*" des auteurs. Nous estimons néanmoins qu'elles correspondent à trois taxons distincts, qui peuvent être brièvement définis comme suit :

(a) Une forme de taille moyenne, à tête relativement large, tibia court, et pattern dorsal dépourvu de taches ou avec quelques taches mais ne dessinant en général pas de triangle complet à l'arrière de la tête Cette forme se rencontre dans le Terai de l'ouest, du centre et l'est du Népal (où elle cohabite avec la précédente). Nous proposons pour l'instant de rapporter cette forme à la sous-espèce nominative *Rhacophorus maculatus maculatus* (localité-type : Bengal), présente apparemment dans l'ensemble de la péninsule indienne.

(b) Une forme de taille plus petite, à tête relativement large, tibia long, et pattern dorsal comportant toujours des taches, dont un net dessin en triangle à l'arrière de la tête. Cette forme est présente en montagne, dans le centre et l'est du Népal, de 1260 à 2390 m. Nous estimons que cette forme correspond à celle pour laquelle ANNANDALE (1912 : 14) avait créé le nom *Rhacophorus maculatus himalayensis,* que nous proposons ici de ressusciter.

(c) Une forme de taille moyenne, à tête très étroite pour le groupe, tibia relativement long, et pattern dorsal dépourvu de toutes taches ou bandes. Cette forme, que nous n'avons rencontrée qu'à Narayanghat, dans le Terai du Centre-Népal, constitue à notre avis une espèce distincte, qui est nommée ci-dessous.

Nous donnons ci-après les diagnoses préliminaires de ces quatre formes du Népal, ainsi que la liste de spécimens de ce pays que nous rapportons à ces quatre taxons. Nous donnons également une brève caractérisation des autres sous-espèces que nous reconnaissons pour l'instant au sein des espèces *R. leucomystax* et *R. maculatus*, mais, n'ayant pu étudier celles-ci sur le terrain, et n'ayant pu examiner qu'un matériel assez réduit de ces sous-espèces, nous estimons que des modifications devront probablement être apportées à ce schéma dans l'avenir. Enfin, nous discutons brièvement ci-après le statut du nom *Rhacophorus taeniatus* Boulenger, 1906, qui doit selon nous être rapporté à ce groupe.

Rhacophorus (Rhacophorus) taeniatus Boulenger, 1906

Discussion. - Cette espèce décrite par BOULENGER (1906 : 385) à partir de deux exemplaires de "Purneah, Bengal" (Purnia, Bihar), n'a apparemment jamais été signalée de nouveau depuis.

Nous avons pu examiner l'un des deux syntypes de cette espèce, BMNH 1947.2.26.57 (= 1906.8.10.39), que nous désignons ici comme lectotype. Il s'agit d'une femelle juvénile mesurant 46,2 mm de longueur museau-anus. Cet animal ressemble beaucoup aux spécimens rayés de *Rhacophorus leucomystax*, mais nous estimons qu'il représente une espèce distincte, en raison notamment des caractères suivants : (1) tête extrêmement étroite pour le groupe de *Rhacophorus leucomystax* (HW/SVL = 268 p. m.), bien plus que chez tous les autres spécimens des deux sexes, de tous âges et de toutes provenances que nous avons pu mesurer (voir ci-dessous) ; (2) tibia très court pour le groupe (TL/SVL = 439 p. m.), également plus court que chez tous les autres spécimens du groupe mesurés, à l'exception de deux mâles adultes de *Rhacophorus maculatus maculatus* de Belbari (TL/SVL = 422 et 439 p.m. ; voir ci-dessous) ; (3) peau céphalique entièrement libre par rapport au crâne, alors que chez les femelles de *Rhacophorus leucomystax* de cette taille elle est en général déjà co-ossifiée, au moins avec les fronto-pariétaux ; (4) pattern dorsal unique dans le groupe (2 bandes foncées latéro-dorsales, séparées par une zone marron foncé homogène, remontant jusqu'entre les yeux et sur tout le dessus de la tête et entre les narines ; au milieu du dos, présence d'une ligne vertébrale continue très mince et très claire) ; (5) aucune barre ou ligne foncée sur le dessus des bras et des jambes.

Il serait intéressant de rechercher cette espèce apparemment rare, dont la répartition en dehors de la localité-type est actuellement inconnue, et dont les adultes et les têtards restent à décrire.

Rhacophorus (Rhacophorus) leucomystax (Gravenhorst, 1829)

Diagnose et discussion. - Cette espèce se distingue des espèces voisines par la combinaison suivante de caractères : (1) mâle adulte avec un sac vocal interne et des callosités nuptiales bien différenciées sur les deux premiers doigts de la main ; (2) pattern dorsal comportant fréquemment 4 (ou 6) lignes ou bandes foncées longitudinales, parfois un dessin en triangle à l'arrière de la tête, parfois des taches ne formant pas de dessin particulier, parfois enfin

immaculé ; (3) arrière des cuisses avec de petites taches claires nombreuses reliées entre elles en réticulum ; (4) peau céphalique des grands adultes habituellement co-ossifiée avec les fronto-pariétaux, les squamosaux et les nasaux, qui sont rugueux.

La présence d'un sac vocal chez le mâle distingue cette espèce des espèces voisines *Rhacophorus macrotis* Boulenger, 1894 (voir INGER, 1966) et *Rhacophorus mutus* Smith, 1940 (voir SMITH, 1940 ; LIU & HU, 1961). La présence d'une callosité nuptiale bien différenciée sur le deuxième doigt du mâle et d'une morphe rayée distingue cette espèce de *Rhacophorus maculatus* (Gray, 1830).

Nous reconnaissons provisoirement trois sous-espèces au sein de cette espèce, mais il est probable que des travaux ultérieurs montreront qu'elle doit être encore plus subdivisée, et peut-être même scindée en plusieurs espèces.

Rhacophorus (Rhacophorus) leucomystax leucomystax (Gravenhorst, 1829)

Spécimens examinés et mesurés. - (1) Bornéo : BMNH 1947.2.8.37, Pagat (holotype de *Hylorana longipes* Fischer, 1885). (2) Malaisie : MNHN 1974.34-39, 1974.68-70, Kuala Lumpur. (3) Vietnam : MNHN 1935.310, Poulo Condore ; MNHN 1885.401, "Cochinchine" ; MNHN 1938.74-81, Hanoï ; MNHN 1901.493, 1903.296, "Tonkin" ; MNHN 1911.86, 86.A,87, 87.A-C, "Haut Tonkin" ; MNHN 1927.81, 1928.35, "Indochine". (4) Chine : MNHN 4587, "Chine". - Total : 15 mâles et 16 femelles, adultes et juvéniles.

Diagnose et discussion. - Nous suivons ici provisoirement INGER (1966) pour réunir dans une même sous-espèce toutes les populations de ce complexe présentes à Java (localité-type), Sumatra, Bornéo et aux Philippines, auxquelles nous adjoignons les populations de la péninsule malaise, de la majeure partie de l'Indochine et de l'île de Hainan (POPE, 1931). Cet ensemble manifeste encore une hétérogénéité indéniable (INGER, 1954, 1966 ; DUBOIS, inédit), mais nous n'avons pu pour l'instant examiner suffisamment de matériel pour pousser plus loin l'analyse. En raison de l'hétérogénéité du matériel étudié, qui ne représente pas en réalité une "série" homogène de spécimens, nous nous contenterons ci-dessous de donner les valeurs extrêmes observées pour les caractères morphométriques, sans fournir de moyennes et d'écarts-type, qui n'auraient pas grand sens.

L'ensemble de ces populations possèdent en commun les caractères suivants : (1) peau céphalique des grands adultes co-ossifiée avec les os crâniens, qui sont rugueux ; (2) présence de tous les types de pattern dorsal (rayé ; taché, avec ou sans triangle ; immaculé) ; (3) taille relativement petite : la longueur museau-anus des mâles adultes ne dépasse habituellement pas 48,2 mm à Java, Sumatra et Bornéo (VAN KAMPEN, 1923 ; INGER, 1966), 49,4 mm dans la péninsule malaise (Kuala Lumpur, spécimens MNHN), 58,5 mm dans le Nord du Vietnam (Hanoï, spécimens MNHN), 55,5 mm à Hainan (POPE, 1931) et 53,0 mm dans la plupart des îles des Philippines (INGER, 1954), à l'exception de Leyte, où elle atteint 65,3 mm (INGER, 1954) ; de même, les femelles adultes de ces régions ne dépassent habituellement pas 75,5 mm, sauf dans les îles de Mindanao et de Mindoro aux Philippines, où elles atteignent respectivement 79,8 mm et 76,8 mm (INGER, 1954) ; (4) tête modérément large, le rapport HW/SVL prenant une valeur de 276 à 363 p.m. chez les mâles et de 294 à 384 p.m. chez les femelles (INGER, 1954, 1966 ; spécimens MNHN) ; (5) tibia relativement long, le rapport TL/SVL prenant une valeur de 472 à 571 p.m. chez les mâles et de 469 à 607 p.m. chez les femelles (INGER, 1966 ; spécimens MNHN) ; (6) rapport HW/TL

moyen, prenant une valeur de 552 à 718 p.m. chez les mâles et de 581 à 740 p.m. chez les femelles (spécimens MNHN).

INGER (1966) ne discute pas le statut du nom *Hylorana longipes* Fischer, 1885, traditionnellement considéré comme un synonyme de *Rhacophorus leucomystax* (p. ex. AHL, 1931 ; WOLF, 1936). Nous avons pu examiner l'holotype de cette espèce nominale, BMNH 1947.2.8.37 (= 1886.5.15.1), provenant de Pagat (district de Batang Alai, Bornéo), et confirmons cette synonymie. Il s'agit d'une femelle adulte (SVL = 63,6 mm ; HW/SVL = 332 p.m. ; TL/SVL = 571 p.m. ; HW/TL = 581 p.m.), à peau céphalique co-ossifiée avec les fronto-pariétaux et les nasaux, et présentant 4 bandes larges et quelques petites lignes étroites longitudinales sur le dos.

Un autre nom qui a probablement sa place dans la synonymie de *Rhacophorus leucomystax*, comme le note justement TAYLOR (1962 : 473), est *Rana scutigera* Andersson, 1916, mais nous n'avons pas examiné le type de cette espèce nominale (localité-type : "Hat Sanuk, Siamese Malaya, near Tenasserim border").

Rhacophorus (Rhacophorus) leucomystax megacephalus (Hallowell, 1860)

Spécimens examinés et mesurés. - (1) Chine : MNHN 1945.54, Sichuan. (2) Vietnam : MNHN 1896.54-55, "Haut Tonkin". - Total : 1 mâle adulte, 2 femelles juvéniles.

Diagnose et discussion. - Cette sous-espèce est ici reconnue sur la foi des auteurs qui l'ont déjà étudiée (STEJNEGER, 1925 ; POPE, 1931 ; INGER, 1966), bien que l'un d'entre eux ait ensuite mis cette forme en synonymie de *leucomystax* (POPE & BORING, 1940). Pour notre part nous n'avons pu examiner que trois spécimens, du Sichuan et du Vietnam, qui sont rapportés à cette sous-espèce, malgré leur tête relativement étroite, en raison de l'absence de co-ossification de la peau céphalique avec le crâne. Ces spécimens, qui présentent une morphe avec dessin en triangle sur l'arrière de la tête, ressemblent étroitement à ceux de la forme ci-dessous dénommée *Rhacophorus maculatus himalayensis*, et une comparaison détaillée de *megacephalus* et de *himalayensis* devra certainement être effectuée dans l'avenir. Toutefois, si les spécimens de Chine traditionnellement rapportés à *megacephalus* se rapprochent de *himalayensis* par l'absence de co-ossification de la peau céphalique, ils s'en séparent par la présence d'une callosité sur le deuxième doigt des mâles reproducteurs et par l'existence d'une morphe rayée longitudinalement sur le dos, caractères qui nous incitent à maintenir provisoirement cette forme comme sous-espèce de *leucomystax*.

Cette sous-espèce peut être caractérisée comme suit : (1) peau céphalique libre par rapport aux os crâniens ; (2) pattern dorsal soit rayé, soit taché avec dessin en triangle (LIU, 1950) ; (3) taille petite, ne dépassant pas 52 mm chez les mâles et 71 mm chez les femelles (POPE, 1931) ; (4) tête relativement large, le rapport HW/SVL prenant une valeur de 343 à 367 p.m. chez les mâles et de 330 à 374 p.m. chez les femelles (INGER, 1966).

Rhacophorus (Rhacophorus) leucomystax teraiensis subsp. nov.

Holotype. - MNHN 1983.1103, mâle adulte (SVL = 58,0 mm) récolté par Alain DUBOIS le 23 mai 1973 à Belbari, 210 m, Est-Népal.

Paratypes. - (1) Est-Népal : MNHN 1983.1100-1101, 1983.1104-1112, 1983.1115-1119, 1983.1121, Belbari, 210 m ; MNHN 1983.1126-1127, 1983.1129-1132, Tarhara, 230 m ;

MNHN 1983.1142-1147, Soktim, 470-500 m. (2) Inde : BMNH 1891.9.11.41, "Darjeeling", West Bengal. - Total (avec l'holotype) : 28 mâles et 3 femelles adultes.

Autres spécimens. - (1) Bangla Desh : BMNH 1956.1.10.27-30, Mymensingh. (2) Inde : BMNH 1956.1.10.24-25, Kohima, Nagaland ; BMNH 1973.1306, Manipur. (3) Birmanie : MNHN 1893.472-473, Karin Hills, district of the Ghecú, 1300-1400 m ; MNHN 1893.474, Bhamò ; MNHN 1893.475-477, Malewoon ; MNHN 1893.478, Kokareet. - Total : 8 mâles adultes, 6 femelles adultes et juvéniles.

Diagnose et discussion. - Les spécimens de la série-type (du sud-est du Népal et du Darjeeling) présentent les caractères suivants : (1) peau céphalique co-ossifiée avec les os crâniens, qui sont rugueux ; (2) présence d'un seul type de pattern dorsal, avec 4 bandes longitudinales foncées ; (3) taille SVL grande : 27 mâles adultes, 51,5-63,0 mm (m = 55,4 ± 2,5 mm), 3 femelles adultes, 70,0-82,8 mm (m = 74,4 ± 7,3 mm) ; (4) tête relativement étroite : HW/SVL : 27 mâles adultes, 301-341 p.m. (m = 323 ± 11 p.m.), 3 femelles adultes, 316-350 p.m. (m = 337 ± 18 p.m.) ; (5) tibia relativement court : TL/SVL : 27 mâles adultes, 461-523 p.m. (m = 496 ± 15 p.m.), 3 femelles adultes, 495-532 p.m. (m = 509 ± 20 p.m.) ; (6) rapport HW/TL moyen : 28 mâles adultes, 622-684 p.m. (m = 651 ± 16 p.m.), 3 femelles adultes, 639-702 p.m. (m = 663 ± 34 p.m.).

Nous rapportons également à cette sous-espèce, bien qu'ils diffèrent légèrement de la série-type très homogène de l'Himalaya oriental décrite ci-dessus, des spécimens de régions situées plus à l'est (Bangla Desh, Nagaland, Manipur, Birmanie), qui semblent effectuer la transition avec les populations encore plus orientales et méridionales rapportées à la sous-espèce nominative. Ces spécimens présentent les caractères suivants : (1) peau céphalique co-ossifiée avec les os crâniens, qui sont rugueux, chez les spécimens de grande taille ; (2) pattern dorsal rayé dominant, mais présence de quelques spécimens sans bandes, avec petites taches ou dessin en triangle ; (3) taille SVL moins grande chez les mâles, similaire chez les femelles : 8 mâles adultes, 41,5-57,2 mm (m = 47,3 ± 4,8 mm), 5 femelles adultes, 59,5-85,5 mm (m = 72,8 ± 11,4 mm) ; (4) tête similaire, relativement étroite : HW/SVL : 8 mâles adultes, 308-333 p.m. (m = 323 ± 9 p.m.), 6 femelles adultes, 314-350 p.m. (m = 334 ± 13 p.m.) ; (5) tibia similaire, relativement court : TL/SVL : 8 mâles adultes, 458-516 p.m. (m = 489 ± 20 p.m.), 6 femelles adultes, 480-523 p.m. (m 503 ± 18 p.m.) ; (6) rapport HW/TL similaire, moyen : 8 mâles adultes, 618-699 p.m. (m = 663 ± 25 p.m.), 6 femelles, 621-688 p.m. (m = 665 ± 23 p.m.).

Etymologie du nom spécifique. - Ce nom évoque la région du Terai (plaine du sud du Népal), où se trouve la localité-type de la sous-espèce et les populations les plus typiques de celle-ci.

Rhacophorus (Rhacophorus) maculatus (Gray, 1830)

Diagnose et discussion. - Cette espèce se distingue des espèces voisines par la combinaison suivante de caractères : (1) mâle adulte avec un sac vocal interne et une callosité nuptiale bien différenciée seulement sur le premier doigt de la main ; (2) pattern dorsal comportant généralement des taches, plus ou moins grosses et nombreuses, dessinant parfois un triangle à l'arrière de la tête, parfois immaculé, mais jamais avec des lignes ou bandes foncées longitudinales ; (3) arrière des cuisses avec des taches jaunes assez grosses et peu nombreuses, séparées les unes des autres, sur fond noir ou noirâtre ; (4) peau céphalique non co-ossifiée avec les os crâniens, qui sont lisses.

Nous reconnaissons provisoirement trois sous-espèces au sein de cette espèce.

Rhacophorus (Rhacophorus) maculatus maculatus (Gray, 1830)

Spécimens examinés et mesurés. - (I) Népal : (A) Ouest-Népal : (1) MNHN 1983.1215, Nepalganj, 170 m ; (B) Centre-Népal : (2) MNHN 1983.1149-1152, Simra, 230 m ; (C) Est-Népal : (3) MNHN 1983.1102, 1983.1113-1114, 1983.1120, 1983.1122-1125, Belbari, 210 m ; (4) MNHN 1975.1766, 1983.1128, 1983.1133, Tarhara, 230 m. - Total : 12 mâles adultes, 4 femelles adultes et juvéniles.

(II) Inde : (D) Bihar : (5) BMNH 1947.3.1.45-46, Rajgir ; (6) BMNH 1947.3.1.47-48, Bhagalpur ; (E) West Bengal : (7) BMNH 1872.4.17.454, "Darjeeling" ; (8) MNHN 4581, Calcutta ; (F) Maharashtra : (9) BMNH 1869.8.29.54, Bombay ; (10) MNHN 1946.84, île de Salsette, Bombay ; (11) BMNH 1869.8.28.38, Matheran ; (12) BMNH 1891.9.11.38-40, Mul, à l'est de Chandrapur ; (G) Andhra Pradesh : (13) BMNH 1908.1.29.25, Godavary Valley ; (H) Tamil Nadu : (14) BMNH 1846.11.22.48-49, Madras ; (15) MNHN 4579, 1881.141-142, Pondicherry ; (16) BMNH 1874.4.28.1298, 1874.4.28.1299.A-B ; (17) BMNH 1868.4.3.113, Nilgiris ; (I) Kerala : (18) BMNH 1895.12.30.41, Trivandrum ; (J) Inde divers : (19) BMNH 1870.5.18.72, Ganjam (?). - Total : 4 mâles adultes, 20 femelles adultes et juvéniles.

Diagnose et discussion. - La diagnose que nous donnons ci-dessous de cette sous-espèce repose principalement sur les séries de spécimens que nous avons étudiés et récoltés nous-même dans le sud du Népal, et qui constituent manifestement un ensemble homogène. Nous n'affirmerons rien de pareil pour l'ensemble des spécimens provenant de diverses régions de l'Inde, dont plusieurs présentent diverses particularités : malheureusement, il s'agit de spécimens isolés, n'autorisant aucune appréciation de la variabilité intra-populationnelle et ne permettant pas de traitement statistique. Dans ce qui suit, nous donnons tout d'abord les valeurs extrêmes observées au sein de la série homogène du sud du Népal, suivies de la moyenne et de l'écart-type ; ensuite nous fournissons, à titre de comparaison, les valeurs extrêmes observées sur les 24 spécimens des diverses régions de l'Inde, en nous gardant bien de donner une moyenne et un écart-type, qui n'auraient aucune signification. Il est fort possible que les populations de l'Inde pour l'instant rapportées à cette sous-espèce comportent en réalité plusieurs taxons distincts.

Cette sous-espèce peut être distinguée par la combinaison suivante de caractères : (1) pattern dorsal généralement pas ou peu taché, les taches, quand elles existent, ne formant en général pas de dessin en triangle complet à l'arrière de la tête (ce dessin peut parfois être esquissé) ; (2) pas de callosité nuptiale sur le deuxième doigt de la main des mâles ; (3) taille SVL moyenne : 12 mâles adultes du Népal, 48,2-55,5 mm (m = 50,8 ± 2,2 mm), 4 mâles adultes de l'Inde, 41,4-49,0 mm ; 2 femelles adultes du Népal, 69,3-72,4 mm (m = 70,9 ± 2,2 mm), SVL maximum de 20 femelles de l'Inde, 60,0 mm ; (4) tête relativement large : HW/SVL : 12 mâles adultes du Népal, 320-366 p.m. (m = 347 ± 13 p.m.), 4 mâles adultes de l'Inde, 322-369 p.m. ; 4 femelles du Népal, 332-378 p.m. (m = 347 ± 21 p.m.), 20 femelles de l'Inde, 335-377 p.m. ; (5) tibia court : TL/SVL : 12 mâles du Népal, 422-500 p.m. (m = 462 ± 21 p.m.), 4 mâles de l'Inde, 479-510 p.m. ; 4 femelles du Népal, 465-528 p.m. (m = 502 ± 27 p.m.), 20 femelles de l'Inde, 477-571 p.m. ; (6) rapport HW/TL élevé : 12 mâles du Népal, 702-812 p.m. (m = 751 ± 35 p.m.), 4 mâles

de l'Inde, 632-771 p.m. ; 4 femelles du Népal, 636-739 p.m. (m = 693 ± 54 p.m.), 20 femelles de l'Inde, 623-752 p.m.

Rhacophorus (Rhacophorus) maculatus biscutiger (Peters, 1871)

Spécimens examinés et mesurés. - Sri Lanka : (1) BMNH 1931.2.1.11, Colombo ; (2) BMNH 1953.1.3.43-45, Wariyapola ; (3) BMNH 1953.1.3.47, Galgamiwa ; (4) BMNH 1931.2.1.12, Mihintalai ; (5) BMNH 1898.4.30.6, Trincomalee ; (6) BMNH 1880.2.2.129.A-B, 1953.1.3.46, "Ceylan". - Total : 2 mâles juvéniles, 8 femelles adultes et juvéniles.

Diagnose et discussion. - Malgré le petit nombre de spécimens examinés, il est clair que les spécimens de Sri Lanka rapportés à l'espèce *Rhacophorus maculatus* se distinguent de ceux du continent par des pattes postérieures plus longues. Les deux ensembles de populations étant géographiquement isolés, il semble indiqué de leur attribuer le statut de sous-espèces. Le nom *Polypedates biscutiger*, proposé par PETERS (1871 : 649) pour 3 spécimens de Rambodde, Ceylan, est le premier nom disponible pour la sous-espèce cinghalaise.

Celle-ci peut être distinguée par la combinaison suivante de caractères : (1) pattern dorsal généralement pas ou peu taché, les taches ne formant jamais de dessin en triangle complet à l'arrière de la tête (KIRTISINGHE, 1957) ; (2) pas de callosité nuptiale sur le deuxième doigt de la main des mâles ; (3) taille SVL moyenne, atteignant 64 mm selon KIRTISINGHE (1957), et même 65,8 mm chez une femelle adulte examinée (BMNH 1880.2.2.129.A) ; (4) tête relativement large : HW/SVL : 2 mâles, 337-364 p.m. ; 8 femelles, 343-395 p.m. ; (5) tibia relativement long : TL/SVL : 2 mâles, 540-569 p.m. ; 8 femelles, 486-592 p.m. ; (6) rapport HW/TL moyen : 2 mâles, 623-639 p.m. ; 8 femelles, 626-713 p.m.

Rhacophorus (Rhacophorus) maculatus himalayensis Annandale, 1912

Spécimens examinés et mesurés. - (I) Népal : (A) Centre-Népal : (1) Thondarkot, 1640-1680 m, MNHN 1985.2983-2998 (= AD MAC 001-016, DUBOIS, 1974 b) ; (B) Est-Népal : (2) Ilam, 1260 m, MNHN 1983.1148 ; (3) Maï Pokhari, 2100 m, MNHN 1983.1200.1201 ; (4) Jor Pokhari, 1950 m, MNHN 1983.1176-1199 ; (5) Phidim Nembang Nibas, 1370 m, MNHN 1983.1212-1214 ; (6) Rakshe, 2000-2070 m, MNHN 1983.1153-1175 ; (7) Sitda Pokhari, 1540 m, MNHN 1983.1202-1206 ; (8) Chitre, 2370-2390 m, MNHN 1983.1216 ; (9) Aale Pokhari, 2150-2270 m, MNHN 1983.1207-1211 ; (10) Guranshe, 2080-2140 m, MNHN 1983.1217-1218.

(II) Inde : West Bengal : (11) Gopaldhara, Darjeeling, BMNH 1872.4.17.453.A-E ; (12) "Darjeeling", BMNH 1891.9.11.42 ; (13) "Sikkim", BMNH 1860.3.19.1421.

Total : 56 mâles adultes, 17 femelles adultes et juvéniles.

Diagnose et discussion. - Au Népal du centre et de l'est, *Rhacophorus maculatus maculatus* n'est présent que dans le Terai, c'est-à-dire dans l'étage tropical inférieur (voir DUBOIS, 1976), sur les contreforts himalayens. Si l'on s'avance plus avant dans l'Himalaya, on rencontre une autre forme, voisine mais bien distincte. Nous avons récolté cette deuxième forme de 1260 à 2390 m dans l'Est-Népal, c'est-à-dire dans les étages subtropicaux (inférieur et supérieur) et collinéen (voir DUBOIS, 1976). Jusqu'à présent, nous n'avons trouvé aucun Rhacophore au Népal dans l'étage tropical supérieur (500-1000 m), si bien que nous ignorons si les deux formes s'y rencontrent, ou bien une seule ou aucune des deux. La forme d'altitude se distingue de la forme du Terai par des caractères morphométriques et par la colora-

tion dorsale (notamment par la présence d'un triangle aux côtés foncés généralement complet à l'arrière de la tête). Pour l'instant nous proposons de considérer cette forme comme une sous-espèce de *Rhacophorus maculatus*, bien que nous pensions qu'il s'agit probablement d'une espèce distincte.

Un nom est disponible pour cette forme : *Rhacophorus maculatus himalayensis* Annandale, 1912. Lors de notre visite au Muséum de Calcutta en juillet 1973, nous n'avons pas trouvé trace du matériel-type de cette sous-espèce, qui doit donc être considéré comme perdu (voir DUBOIS, 1984 e : 156). Il est du reste difficile d'affirmer qu'une série-type, au sens strict du terme, ait existé. WOLF (1936 : 181) considère que la localité-type de la sous-espèce est la rive est de la Dihang River, Abor Country, "Assam" (Arunachal Pradesh). ANNANDALE (1912 : 14) mentionne un spécimen "very large" de cette localité, qui pourrait être considéré comme lectotype (par désignation implicite de WOLF, 1936) s'il existait encore. En réalité ANNANDALE (1912 : 14) ne considérait pas ce spécimen, ni les deux autres provenant de Kobo, dont il parle aussi dans son travail, comme "types" de sa nouvelle espèce. Il donnait pour celle-ci la distribution suivante, sans désigner de localité-type : "The Eastern Himalayas, Assam, western China." Plus loin (ANNANDALE, 1912 : 24), il décrivait des têtards récoltés "in the neighbourhood of Darjiling" et qu'il rapportait à la sous-espèce *himalayensis*. Enfin ANNANDALE & RAO (1918 : 37) rapportaient à cette sous-espèce des têtards de "Pashok, Darjeeling district, Eastern Himalayas, alt. 2,500-3,500 ft." et de "Kurseong, 5,000 ft., Eastern Himalayas". Pour stabiliser définitivement l'emploi du nom *himalayensis*, il nous paraît nécessaire de désigner un néotype, provenant de l'aire de répartition attribuée par ANNANDALE (1912) à cette sous-espèce. Les populations de l'Est-Népal, non loin du Darjeeling, dont nous possédons d'importantes séries qui permettent de bien définir celle-ci, appartiennent à la région des "Eastern Himalayas", et s'imposent pour le choix d'un néotype. Nous désignons ici comme néotype de *Rhacophorus maculatus himalayensis* Annandale, 1912 le spécimen MNHN 1983.1170, un mâle adulte (SVL = 49,5 mm), récolté par Alain DUBOIS le 16 mai 1973 à Rakshe, 2000-2070 m, Est-Népal. Cette dernière localité devient donc la localité-type restreinte de ce taxon.

La répartition vers l'est de cette forme reste à étudier. Nous avons souligné ci-dessus qu'il serait indiqué de comparer celle-ci avec la forme de Chine actuellement dénommée *Rhacophorus leucomystax megacephalus*. Pour l'instant, nous avons pas à notre disposition suffisamment de matériel du sud et de l'ouest de la Chine et du nord de l'Indochine pour pouvoir résoudre ce problème.

La sous-espèce *Rhacophorus maculatus himalayensis* peut être distinguée par la combinaison suivante de caractères : (1) pattern dorsal taché, avec un dessin en triangle généralement complet à l'arrière de la tête ; (2) le deuxième doigt de la main des mâles ne porte pas de vraie callosité nuptiale bien différenciée, mais présente souvent, à sa base en face supérieure, une petite zone blanchâtre glandulaire, qui ne porte en général pas d'épines, ou tout au plus quelques-unes très petites ; (3) taille SVL moyenne : 55 mâles adultes, 43,1-55,2 mm (m = 48,9 ± 2,9 mm) ; 16 femelles adultes, 54,6-64,5 mm (m = 59,6 ± 3,3 mm) ; (4) tête relativement large : HW/SVL : 55 mâles, 314-377 p.m. (m = 348 ± 14 p.m.) ; 17 femelles, 339-372 p.m. (m = 351 ± 9 p.m.) ; (5) tibia de longueur moyenne : TL/SVL : 55 mâles, 472-559 p.m. (m = 524 ± 16 p.m.) ; 17 femelles, 503-569 p.m. (m = 547 ± 17 p.m.) ; (6) rapport HW/TL moyen : 56 mâles, 607-775 p.m. (m = 665 ± 30 p.m.) ; 17 femelles, 603-683 p.m. (m = 641 ± 21 p.m.).

Rhacophorus (Rhacophorus) zed sp. nov.

Holotype. - MNHN 1983.1141, mâle adulte (SVL = 56,4 mm), récolté par Alain DUBOIS et Dominique PAYEN le 3 août 1973 à Narayanghat, 310 m, Terai du Centre-Népal.

Paratypes. - MNHN 1983.1134-1140, mêmes données de capture que l'holotype. - Total (avec l'holotype) : 7 mâles et 1 femelle adultes.

Diagnose et discussion. - Les spécimens de cette série très homogène diffèrent principalement de *Rhacophorus maculatus* par leur dimorphisme sexuel de taille plus marqué, leur tête bien plus étroite et leur coloration. Il ne saurait être question de considérer qu'ils représentent une sous-espèce de cette dernière espèce, car la localité Narayanghat est située en plein au sein de la zone du Terai, où la forme nominative de cette espèce est présente, de l'ouest à l'est du Népal. Nous n'avons trouvé aucun spécimen de *Rhacophorus maculatus maculatus* lors de notre unique nuit de séjour à Narayanghat, mais nous avons récolté cette forme à Simra, une autre localité non éloignée du Terai du Centre-Népal. La nouvelle forme représente à notre avis une espèce distincte.

Rhacophorus zed peut être distingué des espèces voisines par la combinaison suivante de caractères : (1) mâle adulte avec un sac vocal interne et une callosité nuptiale seulement sur le premier doigt de la main ; (2) pattern dorsal totalement immaculé ; (3) arrière des cuisses non taché ou avec de rares taches jaunes peu distinctes, séparées les unes des autres, sur fond noirâtre ; (4) peau céphalique non co-ossifiée avec les os crâniens, qui sont lisses ; (5) taille SVL moyenne : 7 mâles adultes, 49,9-56,4 mm (m = 51,9 ± 2,3 mm) ; 1 femelle adulte, 75,7 mm ; (6) tête étroite : HW/SVL : 7 mâles, 297-325 p.m. (m = 308 ± 9 p.m.) ; 1 femelle, 305 p.m. ; (7) tibia relativement court : TL/SVL : 7 mâles, 480-506 p.m.(m = 492 ± 10 p.m.) ; 1 femelle, 469 p.m. ; (8) rapport HW/TL faible : 7 mâles, 595-647 p.m. (m = 625 ± 20 p.m.) ; 1 femelle, 651 p.m.

Etymologie du nom spécifique. - Nous donnons à cette espèce le nom de la dernière lettre de notre alphabet, car elle arrive à la fin : nous ne l'avons découverte que vers la fin de la dernière de nos quatre missions au Népal, et elle vient clore cette longue liste.

REMERCIEMENTS

Pour le prêt de spécimens, et pour les divers renseignements qu'ils nous ont fournis au sujet de ces derniers, nous avons plaisir à remercier Messieurs et Mesdames R. G. ZWEIFEL (AMNH), E. N. ARNOLD, B. T. CLARKE, J. C. M DRING, A. G. C. GRANDISON et A. F. STIMSON (BMNH), A. E. LEVITON (CAS), R. F. INGER et H. MARX (FMNH), P. ALBERCH, P. G. HANELINE et E. E. WILLIAMS (MCZ), L. CAPOCACCIA (MSNG), D. B. WAKE (MVZ), E. KRAMER (NHMB), J. EISELT et F. TIEDEMANN (NMW), M. S. HOOGMOED (RMNH), K. KLEMMER (SMF), R. I. CROMBIE et G. R. ZUG (USNM), L. J BORKIN et I. S. DAREVSKY (ZIN), R. GÜNTHER et G. PETERS (ZMB). Nous sommes également reconnaissant à MM. E. R. BRYGOO, J.-J. MORÈRE et R. J WASSERSUG pour les informations et références bibliographiques qu'ils nous ont données et/ou leurs commentaires sur le manuscrit, et à Mlles A. OHLER et D. PAYEN pour l'aide qu'elles nous ont apportée au laboratoire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANONYME, 1977. — A survey of Amphibians in Xizang (Tibet). *Acta zool. sinica*, **23** : 54-63, pl. I-II.

—— 1985 a. — *Code international de Nomenclature zoologique.* Troisième édition. London, International Trust for zoological Nomenclature : i-xx + 1-338.

—— 1985 b. — Opinion 1364. *Kassina* Girard, 1853 (Amphibia, Anura) : conserved. *Bull. zool. Nom.*, **42** : 355-356.

AHL, E., 1931. — Anura III. Polypedatidae. *Das Tierreich*, **55** : i-xvi + 1-477.

AHMAD, N., 1946. — On a small collection of vertebrates from high altitude in Kashmir State. *J. roy. Asiat. Soc. Bengal*, (Sci.), **11** : 119-121.

ALCALA, A. C., 1962. — Breeding behavior and early development of frogs of Negros, Philippine Islands. *Copeia*, **1962** : 679-726.

ALCALA, A. C. & BROWN, W. C., 1982. — Reproductive biology of some species of *Philautus* (Rhacophoridae) and other Philippine anurans. *Kalikasan, Philipp. J. Biol.*, **11** : 203-226.

ALCOVER, J. A., SANDERS, E. & SANCHIZ, B., 1984. — El registro fósil de los sapos parteros (Anura, Discoglossidae) de Baleares. *In* : HEMMER & ALCOVER (1984) : 109-121.

ANDERSON, J., 1871. — On some Indian Reptiles. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **1871** : 149-211.

—— 1878. — *Anatomical and zoological researches, comprising an account of the zoological results of the two expeditions to Western Yunnan in 1868 and 1875 and monograph of the two Cetacean genera* Platanista *and* Orcella. London, Quaritch. Vol. I : i-xxv + 1-985 ; Vol. II : pl. I-LXXXI.

ANDERSSON, L. G., 1939. — Batrachians from Burma collected by Dr. R. Malaise, and from Bolivia and Ecuador collected by Dr. Hammarlund. *Arkiv för Zoologi*, **30 A** : 1-24.

ANGEL, M. F., 1928 a. — Sur une espèce nouvelle de Grenouille du Tonkin, appartenant au genre *Rana*. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, **34** : 319-320.

—— 1928 b. — Reptiles et batraciens recueillis en Indo-Chine par la mission de MM. Delacour et Lowe. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, **34** : 445-447.

ANGEL, F. & GUIBÉ, J., 1945. — Etude comparative des espèces *spinosa*, *courtoisi* et *delacouri*, appartenant au genre *Rana*. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, (2), **17** : 379-382.

ANNANDALE, N., 1912. — Zoological results of the Abor expedition, 1911-1912. I. Batrachia. *Rec. Indian Mus.*, **8** : 7-36, pl. II-IV.

—— 1917. — The occurrence of *Rana pleskii*, Günther, in Kashmir. *Rec. Indian Mus.*, **13** : 417-418.

—— 1918 a. — Some undescribed tadpoles from the hills of southern India. *Rec. Indian Mus.*, **15** : 17-24, pl. I.

—— 1918 b. — Further notes on *Rana tigrina* and allied forms. *Rec. indian Mus.*, **15** : 59-65.

—— 1919. — The fauna of certain small streams in the Bombay Presidency. *Rec. Indian Mus.*, **16** : 109-161, pl. I-VII.

ANNANDALE, N. & RAO, C. R. N., 1918. — The tadpoles of the families Ranidae and Bufonidae found in the plains of India. *Rec. Indian Mus.*, **15** : 25-40, pl. II.

BEDRIAGA, J. VON, 1898. — Amphibien und Reptilien. Lfg. 1, Caudata, Ecaudata. *In* : *Wissenschaftliche Resultate der von N. M. Przewalski nach Centralasien unternommenen Reisen.* Zool. Theil, **3**, Abt. 1 : 1-69, pl. I.

BERNARDI, G., 1980. — Les catégories taxonomiques de la systématique évolutive. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **40** : 373-425.

BHADURI, J. L. & KRIPALANI, M. B., 1955. — *Nyctibatrachus humayuni*, a new frog from the western Ghats, Bombay. *J. Bombay nat. Hist. Soc.*, **52** : 852-859.

BLAIR, W. F., (ed), 1972. — *Evolution in the genus* Bufo. Austin & London, Univ. Texas Press : i-viii + 1-459.

BLYTH, E., 1854. — Notices and descriptions of various reptiles, new or little known. *J. Asiat. Soc. Bengal*, **23** : 287-302.

BORKIN, L. J., 1975. — Communication personnelle (lettre du 9 juin 1975).

—— 1977. — Communication personnelle (lettre du 18 janvier 1977).

BOULENGER, G. A., 1882. — *Catalogue of the Batrachia Salientia s. Ecaudata in the collection of the British Museum.* London, Taylor & Francis : i-xvi + 1-503, pl. I-XXX.

—— 1887. — On a rare Himalayan toad, *Cophophryne sikkimensis*, Blyth. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (5), **20** : 405-407.

---- 1888. — Note on the classification of the Ranidae. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **1888** : 204-206.
---- 1890. — *The fauna of the British India, including Ceylon and Burma. Reptilia and Batrachia.* London, Taylor & Francis : i-xviii + 1-541.
---- 1906. — Description of two Indian frogs. *J. & Proc. Asiat. Soc. Bengal*, (n. s.), **2** : 385-386.
---- 1918 a. — Notes on the Batrachian genera *Cornufer*, Tschudi, *Platymantis*, Gthr., *Simomantis*, g. n., and *Staurois*, Cope. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (9), **1** : 372-375.
---- 1918 b. — Aperçu des principes qui doivent régir la classification naturelle des espèces du genre *Rana*. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **43** : 111-121.
---- 1919. — On *Aelurophryne mammata*, Gthr., an addition to the Batrachian fauna of Kashmir. *Rec. Indian Mus.*, **16** : 469-470.
---- 1920. — A monograph of the South Asian, Papuan, Melanesian, and Australian frogs of the genus *Rana*. *Rec. Indian Mus.*, **20** : 1-126.
BOURRET, R., 1937. — Notes herpétologiques sur l'Indochine française. XIV. Les Batraciens de la collection du Laboratoire des Sciences Naturelles de l'Université. Descriptions de quinze espèces ou variétés nouvelles. *Annexe Bull. Inst. publ.*, Hanoï, **4**, décembre 1937 : 5-56.
---- 1939. — Notes herpétologiques sur l'Indochine française. XVIII. Reptiles et Batraciens reçus au Laboratoire des Sciences Naturelles de l'Université au cours de l'année 1939. Descriptions de quatre espèces et d'une variété nouvelles. *Annexe Bull. Inst. pupl.*, Hanoï, **4**, décembre 1939 : 5-39, 1 pl.
---- 1942. — *Les Batraciens de l'Indochine.* Hanoï, Institut Océanographique de l'Indochine : i-x + 1-547, pl. I-IV.
---- 1944. — Notes herpétologiques sur l'Indochine française. XXV. Reptiles et Batraciens reçus au Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Supérieure des Sciences au cours de l'année 1943. *Notes Trav. Ecole sup. Sci. Univ. Indochine*, Hanoï, **3**, *mars 1944* : 37-43.
BROWN, W. C., 1952. — The Amphibians of the Solomon Islands. *Bull. Mus. comp. Zool.*, **107** : 1-64, pl. I-VIII.
CHABANAUD, P., 1922. — *Mission Guy Babault dans les provinces centrales de l'Inde et dans la région occidentale de l'Himalaya (1914). Résultats scientifiques. Reptiles et Batraciens.* Paris, Blondel la Rougery : 1-15, pl. I-II.
CHANNING, A., 1978. — A new bufonid genus (Amphibia . Anura) from Rhodesia. *Herpetologica*, **34** : 394-397.
---- 1979. — Ecological and systematic relationships of *Rana* and *Strongylopus* in southern Natal (Amphibia : Anura). *Ann. Natal Mus.*, **23** : 797-831.
CHARTER, R. R. & MACMURRAY, J. B. C., 1939. — On the "frilled" tadpole of *Bufo carens* Smith *S. Afr. J. Sci.*, **36** : 386-389.
CLARKE, B. T., 1981. — Comparative osteology and evolutionary relationships in the African Raninae (Anura Ranidae). *Monit. zool. ital.*, (n. s.), **15**, suppl. : 285-331.
---- 1982. — A new genus of ranine frog (Anura : Ranidae) from Somalia. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, (Zool.), **43** : 179-183.
---- 1983. — A morphological re-examination of the frog genus *Nannophrys* (Anura : Ranidae) with comments on its biology, distribution and relationships. *Zool. J. Linn. Soc.*, **79** : 377-398.
CRESPO, E G., 1979. — *Contribuiçao para o conhecimento da biologia dos* Alytes *ibéricos*, Alytes obstetricans boscai *Lataste*, 1879 *e* Alytes cisternasii *Boscá*, 1879 *(Amphibia, Salientia) : a problemática da especiaçao de* Alytes cisternasii. Tese, Univ. Lisboa : i + 1-399, 124 pl., 12 tabl.
CRESPO, E. G., VIEGAS, A. M. & VICENTE, L. A., 1984. — Sur quelques caractéristiques biochimiques de *Baleaphryne muletensis*. *In* : HEMMER & ALCOVER (1984) : 199-212.
DECKERT, K., 1938. — Beiträge zur Osteologie und Systematik ranider Froschlurche. *Sber. Ges. naturf. Freunde Berl.* : 127-184.
DEL PINO, E. M., 1980. — Morphology of the pouch and incubatory integument in marsupial frogs (Hylidae). *Copeia*, **1980** : 10-17.
DEL PINO, E. M. & ESCOBAR, B., 1981. — Embryonic stages of *Gastrotheca riobambae* (Fowler) during maternal incubation and comparison of development with that of other egg-brooding hylid frogs. *J. Morph.*, **167** : 277-295.
DREWES, R. C., 1984. — A phylogenetic analysis of the Hyperoliidae (Anura) : Treefrogs of Africa, Madagascar, and the Seychelles Islands. *Occ. Pap Calif. Acad. Sci.*, **139** : i-x + 1-70.

----- 1985. — A case of paraphyly in the genus *Kassina* Girard, 1853 (Anura : Hyperoliidae). *S. Afr. J. Sci.*, **81** : 186-191.

DREWES, R. C. & ROTH, B., 1981. — Snail-eating frogs from the Ethiopian highlands : a new anuran specialization. *Zool. J. Linn. Soc.*, **73** : 267-287.

DREWRY, G. E. & JONES, K. L., 1976. — A new ovoviviparous frog, *Eleutherodactylus jasperi* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae), from Puerto Rico. *J. Herpet.*, **10** : 161-165.

DRING, J. C. M., 1979. — Amphibia and Reptiles from northern Trengganu, Malaysia, with description of two new geckos : *Cnemaspis* and *Cyrtodactylus*. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, (Zool.), **34** : 181-241.

----- 1985. — Some new frogs from Sarawak. *Amphibia-Reptilia*, **4** : 103-115.

DUBOIS, A., 1974 a. — Diagnoses de trois espèces nouvelles d'Amphibiens du Népal. *Bull. Soc. zool.Fr.*, **98** : 495-497.

----- 1974 b. — Liste commentée d'Amphibiens récoltés au Népal. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, (3), **213** (Zool. 143) : 341-411.

----- 1975. — Un nouveau sous-genre *(Paa)* et trois nouvelles espèces du genre *Rana*. Remarques sur la phylogénie des Ranidés (Amphibiens, Anoures). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, (3), **324** (Zool. 231) : 1093-1115.

----- 1976. — Les Grenouilles du sous-genre *Paa* du Népal (famille Ranidae, genre *Rana*). *Cahiers népalais - Documents*, Paris, C.N.R.S., **6** : i-vi + 1-275.

----- 1977. — Morphologie et statut systématique de *Rana fansipani* Bourret, 1939 (Amphibiens, Anoures). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, (3), **480** (Zool. 337) : 981-992.

----- 1978. — Une espèce nouvelle de *Scutiger* Theobald, 1868 de l'Himalaya occidental (Anura : Pelobatidae). *Senckenberg. biol.*, **59** : 163-171.

----- 1979 a. — Une espèce nouvelle de *Scutiger* (Amphibiens, Anoures) du nord de la Birmanie. *Rev. suisse Zool.*, **86** : 631-640.

----- 1979 b. — Notes sur la systématique et la répartition des Amphibiens Anoures de Chine et des régions avoisinantes. I. *Rana exilispinosa* Liu & Hu, 1975 et *Rana (Paa) paraspinosa* Dubois, 1975. *Bull. Soc. linn. Lyon*, **48** : 649-656.

----- 1979 c. — Notes sur la systématique et la répartition des Amphibiens Anoures de Chine et des régions avoisinantes. II. *Rana blanfordii* Boulenger, 1882, *Rana polunini* Smith, 1951 et *Rana yadongensis* Wu, 1977. *Bull. Soc. linn. lyon*, **48** : 657-661.

----- 1980 a. — Notes sur la systématique et la répartition des Amphibiens Anoures de Chine et des régions avoisinantes. III. *Rana maculosa* Liu, Hu & Yang, 1960, *Rana (Paa) arnoldi* Dubois, 1975 et *Rana maculosa chayuensis* Ye, 1977. *Bull. Soc. linn. lyon*, **49** : 142-147.

----- 1980 b. — L'influence de l'homme sur la répartition des Amphibiens dans l'Himalaya central et occidental. *C. r. Soc. Biogéogr.*, **55** : 155-178.

----- 1980 c. — Notes sur la systématique et la répartition des Amphibiens Anoures de Chine et des régions avoisinantes. IV. Classification générique et subgénérique des Pelobatidae Megophryinae. *Bull. Soc. linn. lyon*, **49** : 469-482.

----- 1981 a. — Deux noms d'espèces préoccupés dans le genre *Rana* (Amphibiens, Anoures). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, (4), **2** (A) : 927-931.

----- 1981 b. — Liste des genres et sous-genres nominaux de Ranoidea (Amphibiens, Anoures) du monde, avec identification de leurs espèces-types : conséquences nomenclaturales. *Monit. zool. ital.*, (n. s.), **15**, suppl. : 225-284.

----- 1981 c — Quelques réflexions sur la notion de genre en zoologie. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **106** : 503-513.

----- 1981 d. — Biogéographie des Amphibiens de l'Himalaya : état actuel des connaissances. *In : Paléogéographie et biogéographie de l'Himalaya et du sous-continent indien*, Paris, C.N.R.S., *Cahiers népalais* : 63-74.

----- 1982 a. — Les notions de genre, sous-genre et groupe d'espèces en zoologie à la lumière de la systématique évolutive. *Monit. zool. ital.*, (n. s.), **16** : 9-65.

----- 1982 b. — Le statut nomenclatural des noms génériques d'Amphibiens créés par Kuhl & Van Hasselt (1822) : *Megophrys, Occidozyga* et *Rhacophorus*. *Bull. Mus. nat. Hist. Nat.*, (4), **4** (A) : 261-280.

----- 1983 a. — Hybridation interspécifique, similarité génétique, parenté phylogénétique et classification supraspécifique en zoologie. *Ann. biol.*, (4), **22** : 37-68.

----- 1983 b. — Classification et nomenclature supragénérique des Amphibiens Anoures. *Bull. Soc. linn. Lyon*, **52** : 270-276.

----- 1983 c. — Note préliminaire sur le groupe de *Rana (Tomopterna) breviceps* Schneider, 1799 (Amphibiens, Anoures), avec diagnose d'une sous-espèce nouvelle de Ceylan. *Alytes*, **2** : 163-170.

----- 1984 a. — Miscellanea nomenclatorica batrachologica (I). *Alytes*, **3** : 39-43.

----- 1984 b. — Miscellanea nomenclatorica batrachologica (III). *Alytes*, **3** : 85-89.

----- 1984 c. — Miscellanea nomenclatorica batrachologica (V). *Alytes*, **3** : 111-116.

----- 1984 d. — La nomenclature supragénérique des Amphibiens Anoures. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, (A), **131** : 1-64.

----- 1984 e. — Note préliminaire sur le groupe de *Rana limnocharis* Gravenhorst, 1829 (Amphibiens, Anoures). *Alytes*, **3** : 143-159.

----- 1984 f. — Miscellanea nomenclatorica batrachologica (VI). *Alytes*, **3** : 160-162.

----- 1985 a. — Miscellanea nomenclatorica batrachologica (VII). *Alytes*, **4** : 61-78.

----- 1985 b. — *Le genre en zoologie : essai de systématique théorique*. Thèse, Montpellier : i-xiv + 1-167.

----- 1986 a. — Diagnose préliminaire d'un nouveau genre de Ranoidea (Amphibiens, Anoures) du sud de l'Inde. *Alytes*, **4** : 113-118.

----- 1986 b. — A propos de l'emploi controversé du terme "monophylétique" : nouvelles propositions. *Bull. Soc. linn. Lyon*, **55** : 248-254.

----- 1986 c. — Neoteny and associated terms. *Alytes*, **4** : 122-130.

----- sous presse. — Discoglossidae Günther, 1858 (Amphibia, Anura) : proposed conservation. *Bull. zool. Nom.*, soumis pour publication le 24 septembre 1982.

DUBOIS, A. & KHAN, M. S., 1980. — A new species of frog (genus *Rana*, subgenus *Paa*) from Northern Pakistan (Amphibia, Anura). *J. Herpet.*, **13** : 403-410.

DUBOIS, A. & MATSUI, M., 1983 . — A new species of frog (genus *Rana*, subgenus *Paa)* from Western Nepal (Amphibia : Anura). *Copeia*, **1983** : 895-901.

DUDA, P. L. & SAHI, D. N., 1977. — An uptodate checklist of Herpetiles of Jammu and Kashmir. *Univ. Rev.*, Jammu, **6** : 1-7.

DUELLMAN, W. E., 1974 a. — A systematic review of the marsupial frogs (Hylidae : *Gastrotheca*) of the Andes of Ecuador. *Occ. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, **22** : 1-27.

----- 1974 b. — A reassessment of the taxonomic status of some neotropical hylid frogs. *Occ. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, **27** : 1-27.

----- 1980. — A new species of marsupial frog (Hylidae : *Gastrotheca*) from Venezuela. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, **690**: 1-7.

----- 1983 a. — *Gastrotheca aureomaculata* : systematic resolution of a case of intrapopulational polychromatism in a hylid frog. *Herpetologica*, **39** : 105-110.

----- 1983 b. — A new species of marsupial frog (Hylidae : *Gastrotheca*) from Columbia and Ecuador *Copeia*, **1983** : 868-874.

----- 1985. — Reproductive modes in anuran amphibians : phylogenetic significance of adaptive strategies. *S. Afr. J. Sci.*, **81** : 174-178.

DUELLMAN, W. E. & FRITTS, T. H., 1972. — A taxonomic review of the Southern Andean marsupial frogs (Hylidae : *Gastrotheca*). *Occ. Pap Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, **9** : 1-37.

DUELLMAN, W. E. & HOOGMOED, M. S., 1984. — The taxonomy and phylogenetic relationships of the hylid frod genus *Stefania*. *Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. nat. Hist.*, **75** : i-iii + 1-39.

DUELLMAN, W E. & MANESS, S J., 1980. — The reproductive behavior of some hylid marsupial frogs. *J. Herpet.*, **14** : 213-222.

DUELLMAN, W. E. & PYLES, R. A., 1980. — A new marsupial frog (Hylidae : *Gastrotheca*) from the Andes of Ecuador. *Occ. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, **84** : 1-13.

DUELLMAN, W. E. & TRUEB, L , 1986. — *Biology of Amphibians*. New York, McGraw-Hill : i-xix + 1-670.

DUTTA, S. K., 1985. — Communication personnelle (lettre du 15 février 1985).

FERGUSON, H. S., 1904. — A list of Travancore Batrachians. *J. Bombay nat. Hist. Soc.*, **15** : 499-509, pl. A-C.

FERRIER, V., BEETSCHEN, J.-C. & JAYLET, A., 1971. — Réalisation d'un hybride intergénérique viable entre deux Amphibiens Urodèles européen et asiatique (*Pleurodeles waltlii* ♀ X *Tylototriton verrucosus* ♂ , *Salamandridae). C. r. Acad. Sci.*, (D), **272** : 3079-3082, pl. I.

FITZINGER, F. I., 1843. — *Systema Reptilium.* Fasc. 1 Amblyglossae. Vindobonae, Braumüller & Seidel : 1-106 + i-ix.

FLOWER, S. S., 1896. — Notes on a collection of Reptiles and Batrachians made in the Malay Peninsula in 1895-96 ; with a list of the species recorded from that region. *Proc zool. Soc. Lond*, **1896** : 856-914, pl. XLIV-XLVI.

FROST, D. R. (ed.), 1985. — *Amphibian species of the world.* Lawrence, Allen Press & Assoc. Syst. Coll. : (i-iv) + i-v + 1-732.

GORHAM, S. W., 1966. — Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Ascaphidae, Leiopelmatidea (sic), Pipidae, Discoglossidae, Pelobatidae, Leptodactylidae, Rhinophrynidae. *Das Tierreich*, **85** : i-xvi + 1-222.

----- 1974 — *Checklist of world Amphibians up to January 1, 1970.* Saint-John, The New Brunswick Museum : 1-173.

GOSNER, K. L., 1960 — A simplified table for staging Anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, **16** : 183-190.

GOULD, S J., 1977. — *Ontogeny and phylogeny.* Cambridge, Mass., Belknap Press . i-xvi + 1-501.

GRANDISON, A. G C., 1972. — Reptiles and Amphibians of Gunong Benom with a description of a new species of *Macrocalamus. Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.),* Zool., **23** : 45-101.

----- 1978. — The occurrence of *Nectophrynoides* (Anura Bufonidae) in Ethiopia A new concept of the genus with a description of a new species. *Monit. zool. ital.*, (n. s.), **11**, suppl. : 119-172.

----- 1980 a. — A new genus of toad (Anura . Bufonidae) from the Republic of South Africa with remarks on its relationships. *Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.),* Zool., **39** : 293-298.

----- 1980 b — Aspects of breeding morphology in *Mertensophryne micranotis* (Anura . Bufonidae) : secondary sexual characters, eggs and tadpole. *Bull. Brit. Mus. (nat. Hist),* Zool , **39** . 299-304.

----- 1981 — Morphology and phylogenetic position of the West African *Didynamipus sjoestedti* Andersson, 1903 (Anura Bufonidae). *Monit. zool. ital.*, (n. s.), **15**, suppl. : 187-215.

GRANDISON, A. G. C. & ASHE, S., 1983. The distribution, behavioural ecology and breeding strategy of the pygmy toad, *Mertensophryne micranotis* (Lov.) *Bull. Brit. Mus. (nat Hist.),* Zool., **45** : 85-93.

GUIBÉ, J., 1950 - *Catalogue des types d'Amphibiens du Muséum national d'Histoire naturelle.* Paris : 1-71

GÜNTHER, A., 1876 a. — Third report on collections of Indian Reptiles obtained by the British Museum. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **1875** : 567-577, pl. LXIII-LXVI.

----- 1876 b. — Notes on the mode of propagation of some Ceylonese tree-frogs, with description of two new species. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (4), **17** : 377-380, pl. XX fig. C.

----- 1896 — Report on the collections of Reptiles, Batrachians and Fishes made by Messrs Potanin and Berezowski in the Chinese provinces Kansu and Sze-chuen. *Ann. Mus. zool. Acad. Imp. Sci. St-Pétersbourg*, **1** : 199-219, pl. I-II.

HEMMER, H., 1984 — The Mallorcan midwife toad - *Alytes (Baleaphryne) muletensis* - . a new phylogenetic level within a conservative genus. *In :* HEMMER & ALCOVER (1984) : 235-243.

HEMMER, H. & ALCOVER, J A , (éds.), 1984 — *Historia biologica del ferreret.* Ciutat de Mallorca, Moll : 1-252.

HENNIG, W., 1966. — *Phylogenetic systematics.* Urbana, Chicago & London, Univ. Illinois Press : i-vii + 1-263

HEWITT, J., 1927. — Further descriptions of Reptiles and Batrachians from South Africa. *Rec. Albany Mus.*, **3** : 371-415, pl. XX-XXIV.

HSU, H.-F , 1930. — A new giant frog from Amoy. *Contr. Biol. Lab. Sci. Soc. China*, Zool., **6** : 19-23

INGER, R F., 1954. — Systematics and zoogeography of Philippine Amphibia *Fieldiana : Zool.*, **33** : 183-531.

----- 1958. — Comments on the definition of genera. *Evolution*, **12** : 370-384.

----- 1966. — The systematics and zoogeography of the Amphibia of Borneo. *Fieldiana : Zool.*, **52** : 1-402.

----- 1970. — A new species of frog of the genus *Rana* from Thailand *Fieldiana : Zool.*, **51** : 169-174.

----- 1985. — Tadpoles of the forested regions of Borneo. *Fieldiana : Zool.*, (n.s.), **26** : i-v + 1-89.

INGER, R. F., SHAFFER, H B., KOSHY, M. & BAKDE, R., 1984. — A report on a collection of Amphibians and Reptiles from the Ponmudi, Kerala, South India. *J. Bombay nat. Hist. Soc.*, **81** : 406-427.

JERDON, T C., 1870. — Notes on Indian herpetology. *Proc. Asiat. Soc Beng*, **1870** : 66-85.

KIRTISINGHE, P., 1946. — The presence in Ceylon of a frog with direct development on land. *Ceylon J. Sci.*, (B), **23** : 109-112.

---- 1957. — *The Amphibia of Ceylon*. Colombo : i-xiii + 1-112, 1 pl.

---- 1958. — Some hitherto undescribed Anuran tadpoles. *Ceylon J. Sci.*, Biol. Sci., **1** : 171-177.

KLUGE, A. G., 1966. - A new pelobatine frog from the Lower Miocene of South Dakota with a discussion of the evolution of the *Scaphiopus-Spea* complex. *Contrib. Sci. Los Angeles County Mus.*, **113** : 1-26.

LAMOTTE, M. & LESCURE, J., 1977. — Tendances adaptatives à l'affranchissement du milieu aquatique chez les Amphibiens Anoures. *La Terre et la Vie*, **31** : 225-311.

LAMOTTE, M. & XAVIER, F., 1972 — Les Amphibiens Anoures à développement direct d'Afrique. Observations sur la biologie de *Nectophrynoides tornieri* (Roux). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **97** : 413-428.

LAURENT, R. F., 1972. — Reviews and comments. The morphology, systematics, and evolution of the Old World treefrogs (Rhacophoridae and Hyperoliidae), by S. S. Liem (1970). *Copeia*, **1972** : 198-201.

---- 1980. — Esquisse d'une phylogenèse des Anoures. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **104** : 397-422.

---- 1984. — La phylogenèse des Ranoidea et le cladisme. *Alytes*, **3** : 97-101.

---- 1986. — Systématique et répartition géographique. *In* : P.-P. GRASSÉ (éd.), *Traité de zoologie*, Tome XIV, *Amphibiens*, Fasc. A, Paris, Masson, sous presse.

LIEM, K. F., 1959. — The breeding habits and development of *Rana chalconota* (Schleg.) (Amphibia). *Treubia*, **25** : 89-111.

---- 1961. — On the taxonomic status and the granular patches of the Javanese frog *Rana chalconota* Schlegel. *Herpetologica*, **17** : 69-71.

LIEM, S. S., 1970. — The morphology, systematics, and evolution of the Old World treefrogs (Rhacophoridae and Hyperoliidae). *Fieldiana : Zool.*, **57** : i-vii + 1-145.

LIU, C.-C., 1950. — Amphibians of Western China. *Fieldiana : Zool. Mem.*, **2** : 1-400, pl. 1-10.

LIU, C.-C. & HU, S.-C., 1961. - *Les Amphibiens Anoures de Chine*. (En chinois). Shanghai : i-xvi + 1-364, pl. I-VI + I-XXVIII.

LIU, C.-C, HU, S.-C., FEI, L. & HUANG, C.-C., 1973. — On collections of Amphibians from Hainan Island. *Acta zool. sinica*, **19** : 385-404.

LIU, C.-C., HU, S.-C. & YANG, F. H., 1960. — Amphibia of Yunnan collected in 1958. *Acta zool. sinica*, **12** : 149-174, pl. I-IV.

LYNCH, J. D., 1971. — Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. *Univ. Kansas Mus. nat. Hist. misc. Publ.*, **53** : 1-238.

---- 1976. — The species groups of the South American frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae). *Occ. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, **61** : 1-24.

MARTIN, A. A. & WATSON, G. F., 1971. — Life history as an aid to generic delimitation in the family Hylidae. *Copeia*, **1971** : 78-89.

MARTÍNEZ RICA, J. P., PARDO ARA, M. P. & CERVANTES VALLEJOS, J., 1984. — Hibridación en *Alytes muletensis*. *In* : HEMMER & ALCOVER (1984) : 231-233.

MARX, H., 1977. — Communication personnelle (lettre du 14 février 1977).

MATSUI, M., 1979 — A small collection of Amphibians from Thailand. *Contrib. biol. Lab. Kyoto Univ.*, **25** : 295-302.

MAYR, E., 1969. — *Principles of systematic zoology*. New York, McGraw-Hill : i-xiii + 1-428.

---- 1974. — Cladistic analysis or cladistic classification ? *Z. zool. Syst. Evol. -Forsch.*, **12** : 94-128.

---- 1981. — Biological classification : toward a synthesis of opposing methodologies. *Science*, **214** : 510-516.

MCDIARMID, R. W., 1971. - Comparative morphology and evolution of frogs of the neotropical genera *Atelopus*, *Dendrophryniscus*, *Melanophryniscus*, and *Oreophrynella*. *Bull. Los Angeles County Mus. nat. Hist. Sci.*, **12** : i-v + 1-66, 1 pl.

MERTENS, R., 1971. — Die Herpetofauna Südwest-Afrikas. *Abhandl. Senckenberg. naturforsch. Ges.*, **529** : 1-110.

MYERS, G. S., 1942 a. — A new frog from the Anamallai Hills, with notes on other frogs and some snakes from South India. *Proc. biol. Soc. Wash.*, **55** : 49-55.

---- 1942 b. — A new frog of the genus *Micrixalus* from Travancore. *Proc. biol. Soc. Wash.*, **55** : 71-74.

MYERS, G. S. & LEVITON, A. E., 1962. — Generic classification of the high-altitude pelobatid toads of Asia (*Scutiger, Aelurophryne,* and *Oreolalax). Copeia,* **1962** : 287-291.
NOBLE, G. K., 1925. — An outline of the relation of ontogeny to phylogeny within the Amphibia. I. *Amer. Mus. Novit.,* **165** : 1-17.
----- 1927. — The value of life history data in the study of the evolution of the Amphibia. *Annals N. Y. Acad. Sci.,* **30** : 31-128, pl. IX.
----- 1931. — *The biology of the Amphibia.* New York, Dover : i-xviii + 1-577.
NUSSBAUM, R. A. & BRODIE, E. D., Jr., 1982. — Partitioning of the salamandrid genus *Tylototriton* Anderson (Amphibia : Caudata) with a description of a new genus. *Herpetologica,* **38** : 320-332.
OKADA, Y., 1966. — *Fauna Japonica. Anura (Amphibia).* Tokyo, Biogeographical Society of Japan : i-xii + 1-234, pl. I-XXIV.
PARKER, H.W., 1930. — Report on the Amphibia collected by Mr. J. Omer-Cooper in Ethiopia. *Proc. zool. Soc. Lond.,* **1930** : 1-6.
----- 1936. — Amphibians from Liberia and the Gold Coast. *Zool. Meded.,* **19** : 87-102.
PASSMORE, N. I. & CARRUTHERS, V. C., 1979. — *South African frogs.* Johannesburg, Witwatersrand University Press : i-xviii + 1-270.
PERACCA, M. G., 1907. — Nuovi Rettili ed Amfibii (diagnosi preventive). *Boll. Mus. Zool. Anat. comp. r. Univ. Torino,* **22** (553) : 1-3.
PERRET, J.-L., 1966. — Les Amphibiens du Cameroun. *Zool. Jb. (Syst.),* **93** : 289-464.
----- 1977. — Les *Hylarana* (Amphibiens, Ranidés) du Cameroun. *Rev. suisse Zool.,* **84** : 841-868, pl. I-V.
----- 1985. — Description of *Kassina arboricola* n. sp. (Amphibia, Hyperoliidae) from the Ivory Coast and Ghana. *South Afr. J. Sci.,* **81** : 196-199.
PETERS, W., 1871. — Über einige Arten der herpetologischen Sammlung des Berliner zoologischen Museums. *Monat. Akad. Wiss. Berlin,* **36** : 644-652.
PILLAI, R. S., 1978. — On *Nyctibatrachus major* Boul. (Ranidae) with a description of its tadpole. *Bull. zool. Surv. India,* **1** : 135-140.
POPE, C. H., 1931. — Notes on Amphibians from Fukien, Hainan an other parts of China. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.,* **61** : 397-611, pl. I-X.
POPE, C. H. & BORING, A. M., 1940. - A survey of Chinese Amphibia. *Peking nat. Hist. Bull.,* **15** : 13-86, 1 carte.
POWER, J. H., 1926. — Notes on the habits and life-histories of certain little-known Anura, with descriptions of the tadpoles. *Trans. roy. Soc. South Afr.,* **13** : 107-117, pl. VI-IX.
POYNTON, J. C., 1964. — The Amphibia of Southern Africa : a faunal study. *Ann. Natal Mus.,* **17** : 1-334.
PREGILL, G., 1981. — Cranial morphology and the evolution of West Indian toads (Salientia : Bufonidae) : resurrection of the genus *Peltophryne* Fitzinger *Copeia,* **1981** : 273-285.
PROCTER, J. B., 1919. — On the skull and affinities of *Rana subsigillata* A. Dum. *Proc. zool. Soc. Lond.,* **1919** : 21-27.
RAFF, R. A. & KAUFMAN, T. C., 1983. — *Embryos, genes, and evolution. The developmental-genetic basis of evolutionary change.* New York & London, Macmillan : i-xiii + 1-395.
RAO, C. R. N., 1915. — The larva of *Rhacophorus pleurostictus,* Boul. *Rec. Indian Mus.,* **11** : 349-351.
----- 1920. — Some South Indian Batrachians. *J. Bombay nat. Hist. Soc.,* **27** : 119-127, pl. I-II.
----- 1922. — Notes on Batrachia. *J. Bombay nat. Hist. Soc.,* **28** : 439-447.
----- 1937. — On some new forms of Batrachia from S. India. *Proc. Indian Acad. Sci.,* (B), **6** : 387-427, pl. XXI-XXXI.
ROČEK, Z., 1981. — Cranial anatomy of frogs of the family Pelobatidae Stannius, 1856, with outlines of their phylogeny and systematics. *Acta Univ. Carolinae Biol.,* **1980** : 1-164.
ROSE, W., 1962. — *The Reptiles and Amphibians of Southern Africa.* Cape Town, Maskew Miller : i-xxix + 1-494.
SANCHIZ, B., 1984. — Análisis filogenético de la tribu Alytini (Anura, Discoglossidae) mediante el estudio de su morfoestructura ósea. *In* : HEMMER & ALCOVER (1984) : 61-108.
SCANLAN, B. E., MAXSON, L. R. & DUELLMAN, W. E., 1980. — Albumin evolution in marsupial frogs (Hylidae : *Gastrotheca*). *Evolution,* **34** : 222-229.
SCLATER, W. L., 1892. — On some specimens of frogs in the Indian Museum, Calcutta, with descriptions of several new species. *Proc. zool. Soc. Lond.,* **1892** : 341-348, pl. XXIV.

SIEDLECKI, M., 1909. — Zur Kenntnis des javanischen Flugfrosches. *Biol. Centralblatt*, **29** : 704-714, pl. VII-VIII.
SMITH, H. M. & SMITH, R. B., 1980. — *Synopsis of the herpetofauna of Mexico.* Vol. VI. Guide to Mexican turtles. Bibliographic addendum III. North Bennington, John Johnson : i-xviii + 1-1044.
SMITH, M. A., 1916. — On the frogs of the genus *Oxyglossis* (sic). *J. nat. Hist. Soc. Siam*, **2** : 172-175, 1 pl.
----- 1921. — Two new Batrachians and a new snake from Borneo and the Malay Peninsula. *J. fed. Malay States Mus.*, **10** : 197-199, pl. II.
----- 1922 a. — Notes on Reptiles and Batrachians from Siam and Indo-China (No. 1). *J. nat. Hist. Soc. Siam*, **4** : 203-214, pl. 8.
----- 1922 b. — The frogs allied to *Rana doriae*. *J. nat. Hist. Soc. Siam*, **4** : 215-225, pl. 9.
----- 1922 c. — The frogs allied to *Rana doriae*. Addendum. *J. nat. Hist. Soc. Siam*, **4** : 227-229.
----- 1923. — On a collection of Reptiles and Batrachians from the island of Hainan. *J. nat. Hist. Soc. Siam*, **6** : 195-212.
----- 1924 a. — Descriptions of Indian and Indo-Chinese tadpoles. *Rec. Indian Mus.*, **26** : 137-143, pl. VII.
----- 1924 b. — Two new lizards and a new tree frog from the Malay peninsula. *J. fed. Malay States Mus.*, **11** : 183-186.
----- 1927. — Contributions to the herpetology of the Indo-Australian region. *Proc. zool. soc. Lond.*, **1927** : 199-225, pl. I-II.
----- 1930. — The Reptilia and Amphibia of the Malay peninsula. *Bull. Raffles Mus.*, **3** : i-xviii + 1-149.
----- 1931. — The herpetology of Mt. Kinabalu, North Borneo, 13,455 ft. *Bull. Raffles Mus.*, **5** : 3-32, pl. I-II.
----- 1940. — The Amphibians and Reptiles obtained by Mr. Ronald Kaulback in Upper Burma. *Rec. Indian Mus.*, **42** : 465-486, pl. VIII.
----- 1951. — On a collection of Amphibians and Reptiles from Nepal. *Ann. Mag. nat. Hist*, (12), **4** : 726-728.
SMITH, M. & BATTERSBY, J. C., 1953. — On a collection of Amphibians and Reptiles from Nepal. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (12), **6** : 702-704.
SOKOL, O. M., 1982. — The filter apparatus of larval *Pelodytes punctatus* (Amphibia : Anura). *Amphibia-Reptilia*, **2** : 195-208.
STEJNEGER, L., 1907. — Herpetology of Japan and adjacent territory. *Bull. U.S. nat. Mus.*, **58** : i-xx + 1-577, pl. I-XXXV.
----- 1925. — Chinese Amphibians and Reptiles in the United States National Museum. *Proc. U.S. nat. Mus.*, **66** : 1-115.
TANDY, M. & DREWES, R.C., 1985. — Mating calls of the 'kassinoid' genera *Kassina*, *Kassinula*, *Phlyctimantis* and *Tornierella* (Anura : Hyperoliidae). *South Afr. J. Sci.*, **81** : 191-195.
TAYLOR, E. H., 1962. — The Amphibian fauna of Thailand. *Kansas Univ. Sci. Bull.*, **63** : 265-599.
THEOBALD, W., 1868. — Catalogue of Reptiles in the Museum of the Asiatic Society of Bengal. *J. Asiat. Soc. Beng.*, **37** : i-vi + 7-88 + i-iii, 4 pl.
TIAN, W. & HU, Q., 1983. — Taxonomic study on genus *Megophrys*, with descriptions of two new genera. *Acta herpetol. sinica*, **2** : 41-48.
TIHEN, J. A., 1960. — Two new genera of African bufonids, with remarks on the phylogeny of related genera. *Copeia*, **1960** : 225-233.
TOWNSEND, D.S., STEWART, M. M., POUGH, F. H. & BRUSSARD, P. F., 1981. — Internal fertilization in an oviparous frog. *Science*, **212** : 469-471.
TRUEB, L., 1971. — Phylogenetic relationships of certain neotropical toads with the description of a new genus (Anura : Bufonidae). *Contrib. Sci. Los Angeles County Mus.*, **216** : 1-40.
----- 1974. — Systematic relationships of Neotropical horned frogs, genus *Hemiphractus* (Anura : Hylidae). *Occ. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, **29** : 1-60.
TRUEB, L. & DUELLMAN, W. E., 1978. — An extraordinary new casque-headed marsupial frog (Hylidae : *Gastrotheca*). *Copeia*, **1978** : 498-503.
TSCHUDI, J.J. DE, 1845. — Reptilium conspectus quae in Republica Peruana reperiuntur et pleraque observata vel collecta sunt in itinere a Dr. J. J. de Tschudi. *Arch. Naturgesch.*, **11** : 150-170.
VAN DIJK, D. E., 1966. — Systematic and field keys to the families, genera and described species of Southern African Anuran tadpoles. *Ann. Natal Mus.*, **18** : 231-286.

VAN KAMPEN, P. N., 1923. — *The Amphibia of the Indo-Australian archipelago.* Leiden, Brill : i-xii + 1-304.

VOGT, T., 1924. — Reptilien und Amphibien aus Szetschwan, Osttibet und Tschili. *Zool. Anz.*, **60** : 337-344.

WAGER, V. A., 1965. — *The frogs of South Africa.* Cape Town & Johannesburg, Purnell & Sons : i-viii + 1-242.

WAKE, M. H., 1978. — The reproductive biology of *Eleutherodactylus jasperi* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae), with comments on the evolution of live-bearing systems. *J. Herpet.*, **12** : 121-133.

----- 1980. — The reproductive biology of *Nectophrynoides malcolmi* (Amphibia : Bufonidae), with comments on the evolution of reproductive modes in the genus *Nectophynoides. Copeia,* **1980** : 193-209.

WASSERSUG, R. J. & DUELLMAN, W. E., 1984. — Oral structures and their development in egg-brooding hylid frog embryos and larvae : evolutionary and ecological implications. *J. Morphol.*, **182** : 1-37.

WERNER, F., 1924. — Über Reptilien und Amphibien aus Südchina. *Denkschrift. Akad. Wiss. Wien,* **99** : 39-58.

WOLF, S., 1936. — Revision der Untergattung *Rhacophorus. Bull. Raffles Mus.*, **12** : 137-217.

XAVIER, F., 1971. — *Recherches sur l'endocrinologie sexuelle de la femelle de* Nectophrynoides occidentalis *Angel (Amphibien Anoure vivipare).* Thèse, Paris : 1-223.

----- 1979. — Une espèce nouvelle de *Nectophrynoides* (Anoure, Bufonidé) des Monts Nimba, *N. liberiensis* n. sp. I. Description de l'espèce. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **103** : 431-441.

YANG, D., 1983. — A new species of the genus *Platymantis* (Amphibia : Ranidae). *Acta herpetol. sinica,* **2** : 53-56.

ZAREVSKIJ, S., 1925. — Notes on some Batracians from the Palaearctic region. *Ann. Mus. Zool. Acad. Sci. URSS,* **26** : 74-78.

ZHAO, E. & HU, Q., 1984. — *Studies on Chinese Tailed Amphibians.* (En chinois). Chengdu, Sichuan Scientific and Technical Publishing House : 1-68 (non vu ; cité d'après FROST, 1985).


BIBL. DU
MUSEUM
PARIS



Journal International de Batrachologie
International Journal of Batrachology
édité par la Société Batrachologique de France

Recommandations aux auteurs. — *Alytes* publie des articles originaux en français ou en anglais, consacrés aux Amphibiens. Les manuscrits doivent être dactylographiés et accompagnés d'un résumé en anglais (abstract). Les articles en anglais seront suivis d'un résumé assez complet en français (pour ceux qui le souhaiteraient, les rédacteurs acceptent de revoir les résumés en français à partir d'un texte en anglais). Tableaux et figures doivent comporter un titre. Les figures, exécutées à l'encre noire, ne devront pas dépasser le format 16 x 24 cm. Indiquer leur numéro au crayon ; légendes sur feuille séparée. Présenter les références bibliographiques conformément au dernier numéro d'*Alytes* paru (les références de livres doivent comporter la pagination). Adresser les manuscrits en trois exemplaires aux rédacteurs. L'acceptation d'un article pour publication est décidée par les rédacteurs après lecture critique de celui-ci par deux lecteurs ou plus.

Instructions to authors. — *Alytes* publishes original papers in English or in French, dealing with Amphibians. Manuscrits should be typewritten, and preceded by an English abstract. Papers in English should be followed by a detailed French summary (for those who may wish so, the editors accept to revise such French summaries on the basis of an English text). Tables and figures should possess titles. Figures should be drawn in black ink and should not exceed 16 x 24 cm in size. Their numbers should be written in pencil. Figure captions should be assembled on a separate sheet. Bibliographic references should be presented as in recent issues of *Alytes* (book references should include the pagination). Send the manuscripts in triplicate to the editors (address above). Acceptance for publication will be decided by the editors following review by two referees or more.

Tirés à part. — 25 exemplaires gratuits par article. Au-delà, les tirés à part seront facturés par tranches de 25 exemplaires.

Publié avec le concours du Muséum national d'Histoire naturelle.
Directeur de la Publication : Alain DUBOIS.
Numéro de Commission Paritaire : 64851.

Alytes, 1986, **5** (1-2) : 1-96.

SOMMAIRE

ANNONCE

Photocomposition Alexandre, Paris, 42.46.17.57.
Imprimé aux Ateliers de la Couronnerie, 45750 Saint-Pryvé Saint-Mesmin, France.
Dépôt légal : 1er trimestre 1987.

